ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 4 1982 Nos 1-2

Janvier-mars/Avril-juin 1982

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.
— pour les **abonnements** et **achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1982

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1000 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 620 F.
SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 280 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 180 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD.



La Rédaction du Bulletin du Muséum *informe ses abonnés et correspondants que, pour des raisons d'économie imposée par des restrictions budgétaires, il ne paraîtra au titre de l'année 1982 que deux fascicules dans chacune des Sections (A, B, C). Ces fascicules porteront respectivement les n°s 1-2 et 3-4 afin que la périodicité « trimestrielle » de la revue ne soit pas interrompue. Nous présentons nos excuses pour cette réduction du nombre de pages proposées pour 1982 et espérons que le* Bulletin *retrouvera une parution régulière à partir du 1er trimestre 1983.*

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **4**, 1982, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), nos **1-2.**

SOMMAIRE — *CONTENT*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section C, nos 1-2 : 3-19.

Vertébrés du Dévonien supérieur d'Afghanistan

par Alain Blieck, Philippe Janvier, Hervé Lelièvre,
Bruno Mistiaen et Christian Montenat

Résumé. — Des Vertébrés ont été récoltés dans sept localités du Dévonien supérieur des Montagnes Centrales et de l'ouest de l'Afghanistan et signalés dans une autre. Après avoir été situées dans les colonnes stratigraphiques correspondantes, ces pièces sont figurées et décrites. La faune la mieux conservée est celle du Famennien terminal du Koh-e Giru avec des Acanthodiens, des Élasmobranches, des Actinoptérygiens et des Struniiformes. Des restes de Placodermes attribués à des Brachythoraci et des Holonematides indéterminés ont été récoltés dans la plupart des autres gisements. Pour terminer, les auteurs discutent du milieu de vie de ces organismes et de leurs relations avec ceux des régions voisines, notamment l'Iran.

Abstract. — Vertebrates remains have been collected in seven localities of the Upper Devonian in the Central Mountains and the western parts of Afghanistan. They have been mentioned in another locality. These vertebrate faunas are described herein, and placed in their respective stratigraphical position within the logs. One of them is from the Late Famennian of Koh-e Giru and includes acanthodians, elasmobranchs, actinopterygians and struniiforms. In various localities placoderm remains referred to undetermined brachythoracids and holonematids have been collected. As a conclusion the paleo-environment of these vertebrates is discussed, and compared with that of the Devonian in neighbouring areas, e.g. Iran.

A. Blieck et H. Lelièvre, *Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, LA 12 du CNRS, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
Ph. Janvier, *Université P. et M. Curie, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, LA 12 du CNRS, 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.*
B. Mistiaen, *Faculté libre des Sciences, Laboratoire de Géologie, GRECO 130007/2 du CNRS, 13, rue de Toul, 59046 Lille Cedex.*
C. Montenat, *IGAL, 21, rue d'Assas, 75270 Paris Cedex 06.*

Introduction

Les nombreuses missions de terrain effectuées dans les années 1960-1970 par A. de Lapparent, A. Boutière, D. Brice, R. Desparmet, M. Dubreuil, B. Mistiaen et C. Montenat en Afghanistan central ont permis de déceler des indices de Vertébrés dans le Dévonien supérieur à l'est et au nord-est du Dasht-e Nawor. Certaines de ces découvertes ont été signalées par Boutière et Brice (1966) dans le Frasnien de la coupe du col de Ghoujerak (= Ghujurak = Oudjerak), par Desparmet (*in* Brice, 1971 : 311) dans le Frasnien des coupes de Kutun (= Qutun) et de Badragha, et par Janvier (1977 : 286) dans le Strunien du Koh-e Giru (récolte C. Montenat et R. Desparmet, 1971). D'autres fragments avaient été récoltés par A. de Lapparent au Koh-e Qutun (en 1967) et à Howz-e Dora (en 1972) et par D. Brice et B. Mistiaen dans la coupe de Saïd Habib (en 1976). Quelques

indices ont également été notés par de Lapparent à Robat-e Paï dans l'ouest du pays (*in* Brice, 1971 : 325) et par Brice au col Rouge, au nord de Ghoujerak. Ces données préliminaires ont entraîné une mission de prospection en 1978 dans la région de Tezak, aux environs de Baghalak, et permis la découverte de Vertébrés dans le Frasnien-Famennien des coupes du Koh-e Top et du Koh-e Qutun, par deux d'entre nous (Blieck et Mistiaen, 1979).

Dans ce qui suit, nous nous proposons de décrire les restes de Poissons de ces différentes localités après les avoir placés dans leur contexte biostratigraphique. Les spécimens sont tous déposés à l'Institut de Paléontologie du Muséum (n^os AFG 950 à 961 et 1014).

CADRE GÉOLOGIQUE ET STRATIGRAPHIQUE [1]

La plupart des Vertébrés dévoniens récoltés en Afghanistan l'ont été dans le secteur oriental des Montagnes Centrales (cf. de Lapparent, 1972), de part et d'autre de l'axe de l'anticlinorium de Toyka-Dewal où les structures sont orientées NE-SW (cf. Desparmet & Montenat, 1972, fig. 1 ; Mistiaen, 1980, fig. 1). Les cinq coupes d'où provient ce matériel fossile sont décrites ci-dessous. D'autres pièces osseuses ont été récoltées ou signalées dans trois autres localités.

1. **Koh-e Giru** (localité 1, fig. 1-2 ; Desparmet & Montenat, 1972, fig. 4E ; Mistiaen, 1980, fig. 1, loc. KG)

Dans cette première coupe, le Dévonien est représenté par ses termes supérieurs (Frasnien-Famennien), discordants sur le Précambrien. La série comprend de bas en haut :

a — Substrat précambrien.

FRASNIEN

b — Grès-quartzite et conglomérat de base à galets de phtanites (10 m).

c — Dolomie beige (40 m).

d — Calcaire gris récifal à Stromatopores, *Hexagonaria* et Tabulés, alternant avec des passées de calcaires gréseux jaunâtres (environ 50 m) ; un niveau (71-43) situé à peu près dans le milieu du membre a fourni *Cyphoterorhynchus koraghensis* et *Cyrtospirifer* sp. (Frasnien).

FAMENNIEN

e — Alternance de calcaires gréseux, de grès et de quartzites de teinte jaunâtre (90 m) ; deux horizons principaux de calcaire crinoïdique, sableux, jaune, à stratifications obliques,

1. Par B. Mistiaen et C. Montenat.

très riches en micronodules hématitiques (71-44 et 71-45), ont livré des microrestes de Poissons par attaque à l'acide (respectivement AFG 957 et AFG 958). Le niveau 71-45 avait été signalé par Janvier (1977 : 286, Ischnacanthiformes indet., *Cladodus* ? sp., *Moythomasia* sp.) ; il contient, en outre, *Eobrachythyris strunianus alatus* et *Dichospirifer* sp., datant le Strunien (Famennien terminal). Le Famennien dans son ensemble (au Koh-e Giru mais aussi au Koh-e Top, etc.) est caractérisé par une microfaune à *Issinella melekessensis*, *Menselina clathrata* et *Kamaena* cf. *delicata* (Vachard, 1980).

CARBONIFÈRE

f — Quartzite dit « de Top », horizon-repère de la base du Carbonifère.

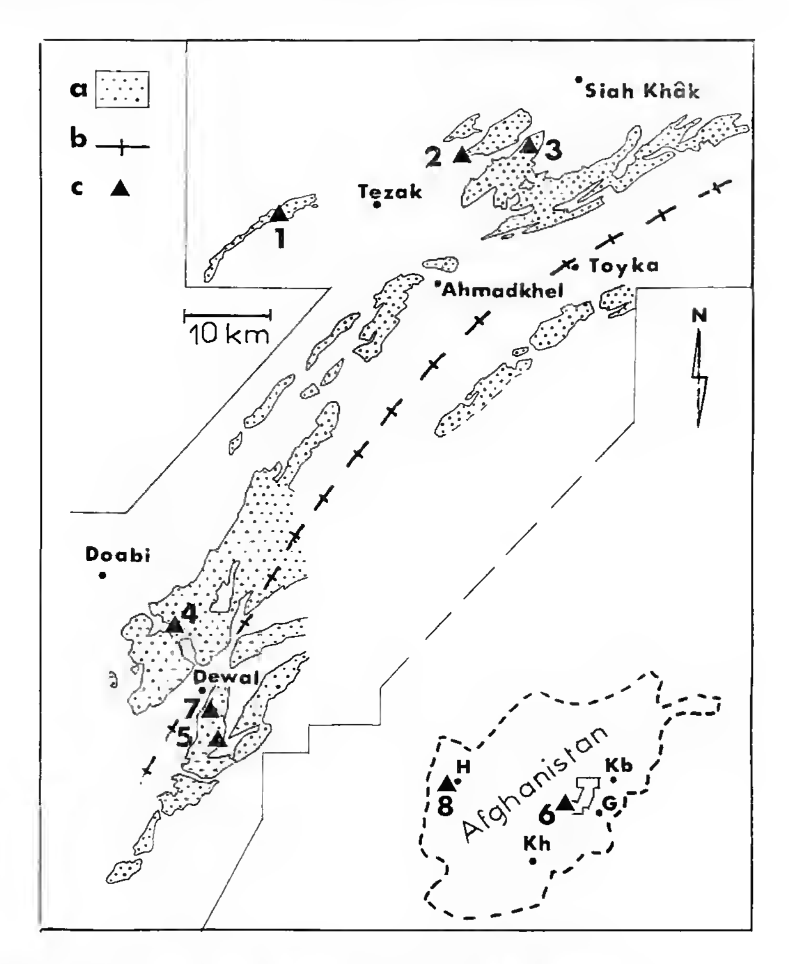


Fig. 1. — Localisation des gisements à Vertébrés dévoniens d'Afghanistan.

a, affleurements dévoniens (d'après Mistiaen, 1980, fig. 1) ; b, axe de l'anticlinorium Toyka-Dewal ; c, localités à Vertébrés : 1, Koh-e Giru ; 2, Koh-e Top ; 3, Koh-e Qutun ; 4, Saïd Habib ; 5, Kotal-e Ghoujerak ; 6, Howz-e Dora ; 7, Dewal-Col Rouge ; 8, Robat-e Paï. — G, Ghazni ; H, Herat ; Kb, Kabul ; Kh, Kandahar.

g — Schistes « vert-de-gris » (25 m).

h — Calcaire sableux crinoïdique à oolithes ferrugineuses, véritable lumachelle à Brachiopodes : *Syringothyris* sp. et *Fusella* sp. (Tournaisien).

i — Calcaires et grès à *Earlandia*, *Tetrataxis* et *Stacheoides* du Tournaisien supérieur (Vachard, 1980, fig. 3).

j — Calcaires noirs viséens.

2. **Koh-e Top** (localité 2, fig. 1-2 ; Mistiaen, 1980, fig. 1, loc. KT et coupe 2).

Au Koh-e Top, une série dévonienne équivalente à celle du Koh-e Giru comprend de bas en haut :

FRASNIEN

a — Partie supérieure de calcaires généralement lités, sombres (gris ou noirs), renfermant des niveaux lumachelliques à Brachiopodes et présentant localement un aspect plus massif et des caractères récifaux (*Hexagonaria*, Stromatopores) (15 m visibles).

b — Calcaires jaunes avec des niveaux à micronodules ferrugineux, présentant de nombreux encroûtements (55 m environ) ; deux niveaux (F1 et F2) ont livré respectivement les assemblages suivants : *Cariniferella* sp. — *Whidbornella* sp. — *Atrypa* sp. et *Cariniferella* sp. — *Coeloterorhynchus tabasensis* — cf. *Metabolipa* indiquant le Frasnien inférieur (biozone 7 *in* Brice, 1977 : 270-271).

c — Calcaire gris massif, construit, à *Receptaculites* surtout à la base et Bryozoaires Fistuliporides surtout au sommet (niveau-repère ; 6 m ; cf. Mistiaen, 1980 : 108).

FAMENNIEN

d — Calcaire gréseux jaune avec des niveaux à micronodules ferrugineux (13 m) ; ce calcaire a fourni un fragment d'une grande plaque d'Arthrodire (KT2 : spécimen AFG 950).

Dans une coupe voisine (Badragha, à 3 km vers le Nord) les mêmes calcaires gréseux jaunes ont fourni à 3-4 m au-dessus de la barre calcaire à *Receptaculites* et Bryozoaires, un assemblage de Conodontes indiquant la limite Frasnien supérieur/Famennien.

e — Alternance de schistes et de bancs de quartzites (45 m environ).

f — Calcaire gréseux à micronodules ferrugineux (30 m) ; un autre fragment de Placoderme (AFG 951) a été récolté en éboulis à environ 30 m sous la quartzite de Top (KT3).

g — Schistes et calcschistes (10-15 m) ; à 3 m sous le quartzite de Top, un niveau (F3) a livré des *Heterophyllia* et une microfaune (*Issinella*, *Menselina*) caractéristiques du Strunien (Vachard, 1980).

Par ailleurs, dans la coupe voisine de Badragha, des couches équivalentes à ce niveau g ont fourni des Conodontes correspondant à la zone à *costatus* (Famennien supérieur) entre 12 et 30 m sous les quartzites de Top et à la zone à *Siphonodella praesulcata* et à *Protognathodus* (extrême sommet du Dévonien) dans les 9 m sous les quartzites de Top.

CARBONIFÈRE

h — Quartzites clairs à patine sombre (10 m) = « Quartzite de Top » (banc-repère).

i — Un mètre de calcaire crinoïdique surmonté de 50 cm de quartzite.

j — Base d'une série schisteuse épaisse de 60 m environ.

3. **Koh-e Qutun** (localité 3, fig. 1-2 ; Mistiaen, 1980, fig. 1, loc. KU et coupe 3).

Quelques kilomètres à l'est du Koh-e Top, une série dévonienne plus complète comprend de bas en haut :

a — Ensemble dolomitique épais, représentant la base de la série dévonienne, transgressive sur l'Ordovicien (Blaise *et al.*, 1977 : 124-125).

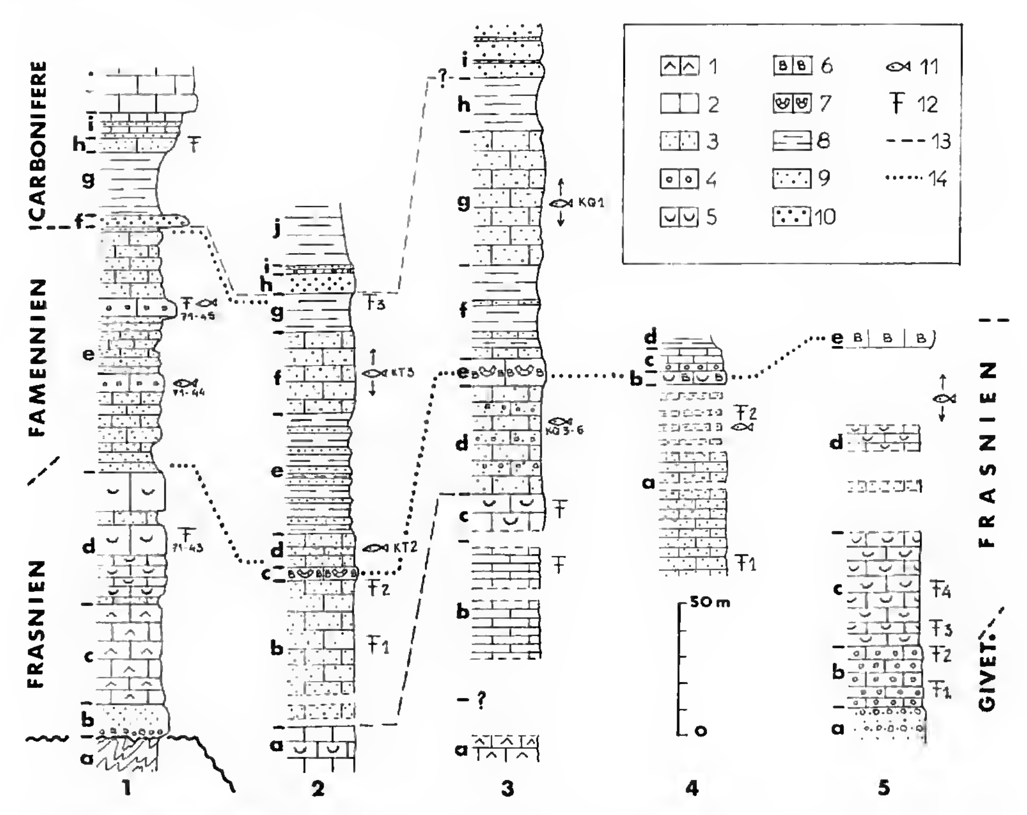


Fig. 2. — Colonnes stratigraphiques des cinq coupes décrites dans le texte (les numéros au bas des colonnes renvoient aux localités de la figure 1).

Lithologie et faunes : 1, dolomies ; 2, calcaires sombres ; 3, calcaires gréseux à micronodules ferrugineux ; 4, calcaires crinoïdiques ; 5, calcaires construits ; 6, calcaire construit à Bryozoaires Fistuliporides (repère biostratigraphique) ; 7, calcaire construit à *Receptaculites* (repère biostratigraphique) ; 8, schistes et/ou calcschistes ; 9, grès ou quartzites ; 10, quartzite de Top (repère lithostratigraphique) ; 11, niveaux à Poissons ; 12, niveaux à Invertébrés ; 13, corrélation lithostratigraphique ; 14, corrélation biostratigraphique.

FRASNIEN

b-c — 80 à 100 m de calcaires sombres, lités, riches en constructeurs surtout dans la partie supérieure où ils sont plus massifs, noirs et à nette tendance récifale, avec de petits biohermes métriques constitués de calcaire plus clair, en relief ; de rares Brachiopodes dont cf. *Metabolipa* ont été récoltés dans ce terme (Brice, 1977 : 271, biozone 7, Frasnien).

d — Calcaires gréseux jaunes, crinoïdiques et bancs de grès ferrugineux jaune violacé (environ 40 m) ; ce terme a livré quelques fragments de Placodermes (dont *Holonema*), d'Acanthodiens ? et de Struniiformes (KQ 3-6 ; spécimens AFG 953-956) à environ 15 m sous le niveau-repère à *Receptaculites* et Bryozoaires.

e — Calcaires gris construits à Bryozoaires Fistuliporides et *Receptaculites* (5-10 m ; cf. Mistiaen, 1980 : 108).

FAMENNIEN

f — Alternance de schistes et de bancs de calcaire roux (environ 35 m).

g — Alternance de bancs de calcaire roux à micronodules ferrugineux et petits galets de quartz et de bancs de grès, parfois microconglomératiques (environ 50 m), se terminant par un banc de quartzite (1 m) ; un indice osseux de Vertébré indéterminé a été récolté en éboulis au niveau de ce membre (KQ 1 ; spécimen AFG 952).

h — Schistes et calcschistes (20 m).

BASE DU CARBONIFÈRE ?

i — Alternance de quartzites blancs et de petits bancs gréseux ou schisteux (20 m) = « quartzites de Top ».

4. **Saïd Habib** (localité 4, fig. 1-2 ; Mistiaen, 1980, fig. 1, loc. SH et coupe 16).

A l'est du Dasht-e Nawor, la coupe de Saïd-Habib comprend :

FRASNIEN

a — 60 à 70 m de calcaire crinoïdique plus ou moins gréseux, jaune ou violacé, ferrugineux, entrecoupé de quelques passées schisteuses et montrant souvent des stratifications obliques ; vers la base de ce terme (F 1), on note la présence de *Cariniferella* sp. et, 60 m plus haut, juste sous le niveau à Bryozoaires (F2), celle de *Coeloterorhynchus tabasensis* + *Whidbornella* sp. (biozone 7, Brice, 1977). Un fragment de Placoderme ? a été ramassé en éboulis à ce niveau (AF 76-SH4 ; spécimen AFG 959).

b — Niveau calcaire-repère à Bryozoaires et nombreux autres constructeurs (Phillipsastréidés, Tabulés, Algues, etc.) ; 5 m environ (cf. Mistiaen, 1980 : 107).

FAMENNIEN ?

c — Calcaire jaune rougeâtre, crinoïdique à la base (8 m).

d — Schistes verdâtres à Fenestelles.

5. **Col de Ghoujerak** (localité 5, fig. 1-2 ; Mistiaen, 1980, fig. 1, loc. Gh et coupe 21 ; Brice, 1971, fig. 2 et 55, coupe 3).

Au col de Ghoujerak, les couches dévoniennes, à la limite Givétien/Frasnien, comprennent :

BASE DU DÉVONIEN MOYEN ?

a — Sommet d'une série épaisse de quartzites se terminant par quelques niveaux conglomératiques.

DÉVONIEN MOYEN/BASE DU FRASNIEN

b — Calcaire crinoïdique à Brachiopodes et quelques constructeurs (*Alveolites*), 22 m ; plusieurs niveaux (parmi lesquels F1 et F2) renferment des restes de Brachiopodes dont des Atrypidés et des Pentamères ; l'âge est présumé Dévonien moyen (Brice, 1971 : 306-308).

c — Calcaire gris renfermant généralement de nombreux constructeurs (Cystiphyllidés, Phillipsastréidés, *Heliolites*, *Alveolites*, *Favosites*, Tabulés branchus, Stromatopores massifs, etc.) avec deux horizons (F3 et F4) où ils sont particulièrement abondants (43 m) ; le tiers supérieur de ce terme (15 m environ) appartient déjà au Frasnien tandis que les 2/3 inférieurs sont givétiens (Brice, 1971).

FRASNIEN

d — Ensemble de calcaires gréseux et de grès, souvent ferrugineux et très crinoïdiques (70 m environ) ; des « fragments de plaques d'Arthrodires de grande taille » (Lehman *in* Boutière et Brice, 1966 : 1941) ont été récoltés un peu en dessous du niveau-repère à Bryozoaires (AF OC Ox 1-2 ; spécimen AFG 961) (niveau 5a *in* Brice, 1971 : 308-309, Frasnien).

e — Niveau récifal à Bryozoaires (10 m) (cf. Mistiaen, 1980 : 107).

6. **Autres localités** (6-8, fig. 1)

A la différence des localités précédentes, les gisements 6 et 8 ne sont pas situés dans le secteur oriental des Montagnes Centrales. Quant au site n° 7, nous ne disposons pour l'instant que d'indices relevés sur le terrain.

a — Deux fragments de Placodermes ont été transmis à l'un de nous (P. J.) par A. de Lapparent en 1972 ; ils proviennent d'Howz-e Dora (Dasht-e Nawor ; loc. 6, fig. 1). L'un est attribuable à *Holonema*, l'autre est indéterminable.

b — Des indices de Vertébrés ont été notés par A. de Lapparent dans le Famennien de la coupe de Robat-e Paï, au sud-ouest d'Herat (loc. 8, fig. 1) et attribués à des « dents de poissons élasmobranches » (niveau Rp 3 b-e, Brice, 1971, fig. 64). Le niveau stratigra-

phique situé juste au-dessous du précédent (niveau 5 = Rp 3 d, *ibid.*) renfermait quant à lui une dent de Dipneuste (AFG 1014).

c — Enfin, dans la coupe de Dewal-Col Rouge, au nord de Ghoujerak (loc. 7, fig. 1 ; cf. Mistiaen, 1980, fig. 1, loc. De-Cr et coupe 19), d'autres indices ont été observés par D. Brice dans les niveaux de base du Dévonien, présumés gédinniens.

DESCRIPTION ET SYSTÉMATIQUE [1]

A — La microfaune du Koh-e Giru

Cette microfaune a été extraite de deux niveaux famenniens par attaque acide ménagée (loc. 1, fig. 2) : le premier (échantillon 71-44) a livré une quarantaine de pièces (écailles et dents ; spécimens AFG 957), le second (71-45) une trentaine (AFG 958).

ACANTHODII : Une écaille à couronne plate lisse et à base peu convexe du type *Ischnacanthus* (cf. Denison, 1979, fig. 28G) a été extraite du niveau 71-45. Quelques écailles du même type mais très recristallisées (AFG 957 q, pl. II, 1) proviennent du niveau 71-44.

ELASMOBRANCHII : Les écailles et les dents rapportées à ce groupe de Vertébrés proviennent toutes du niveau 71-44. Le spécimen AFG 957h (pl. II, 2) est une écaille dont l'ornementation « en flammèches » évoque les représentants de *Ctenacanthus* (cf. Reif, 1978, fig. 1C). Les dents AFG 957 j-k (pl. II, 4-5) montrent une cuspide centrale haute et ridée longitudinalement, flanquée de chaque côté de deux cuspides beaucoup plus basses : cette morphologie se retrouve sur les dents de « *Cladodus* » décrites, entre autres, par Gross (1973, pl. 34 : 5). Une écaille (AFG 957 p, pl. II, 9) dont la couronne usée montre la partie supérieure du cône osseux de la base semble devoir être attribuée à un Élasmobranche indéterminé.

ACTINOPTERYGII : Toutes les écailles d'Actinoptérygiens extraites des deux niveaux de la coupe peuvent être attribuées à *Moythomasia*. Il s'agit d'écailles des flancs, plus ou moins longues, avec leur mucron caractéristique sur la surface de recouvrement dorsale ou ventrale et leur ornementation de rides à bords denticulés (« en plumes ») (spécimens AFG 957 a, b, d, e et 958 b ; pl. I, 4 et pl. II, 6-7) (cf. Jessen, 1968, fig. 40).

STRUNIIFORMES : Plusieurs dents à double courbure caractéristique (AFG 957n, 958 e, g ; pl. I, 1, 3 et pl. II, 8) et à surface en général altérée ressemblent aux dents parasymphysaires d'*Onychodus* (cf. Jessen, 1966, fig. 141 et pl. 19 : 1). Le spécimen AFG 957 m (pl. II, 3), conique et droit mais à pointe libre cassée, serait quant à lui une dent coronoïde du même genre.

1. Par A. Blieck, Ph. Janvier et H. Lelièvre.

VERTEBRATA indét. : Le fragment osseux AFG 958 f, couvert de cosmine et percé de nombreux pores externes, appartiendrait à un Dipneuste ou un Ostéolépide (pl. I, 2). Enfin, un petit fragment portant des tubercules serrés et régulièrement convexes (AFG 957 l, pl. II, 10) pourrait provenir d'une écaille de Placoderme. Cependant, le seul genre de Placoderme reconnu dans le Dévonien supérieur d'Afghanistan, à savoir *Holonema*, offre une ornementation superficielle sensiblement différente (cf. Miles, 1971). Cette attribution demeure donc incertaine.

Les microrestes de Vertébrés présents dans les deux niveaux du Koh-e Giru sont significatifs du Dévonien supérieur (cf. Gross, 1950, 1973 ; Denison, 1978, 1979).

B. — Les restes de Vertébrés des autres coupes

1. Koh-e Top

Deux niveaux famenniens ont livré des fragments osseux (loc. 2, fig. 2).

Le premier (KT2 ; spécimen AFG 950) appartient à une grande plaque dermique de Placoderme très altérée par l'érosion. Aucun indice ne permet de savoir s'il s'agit d'une plaque du toit crânien ou du thorax et aucune ornementation ne semble avoir été présente. Nous rapportons ce fragment à un Arthrodire indéterminé.

Le second (KT3 ; spécimen AFG 951), ramassé en éboulis, est un fragment encore plus altéré de Placoderme indéterminé.

2. Koh-e Qutun

Là aussi, deux niveaux ont fourni quelques restes (loc. 3, fig. 2).

Le premier est d'âge frasnien supérieur (KQ 3-6 ; spécimens AFG 953-956). Le spécimen AFG 953 (pl. I, 6) est un fragment de plaque avec des tubercules souvent fusionnés en crêtes longitudinales et avec un sillon sensoriel profond et quasi-rectiligne : il évoque les représentants du genre *Holonema* (fragment de plaque antéro-dorsolatérale droite ? ; cf. Miles, 1971, fig. 49, 63 ; Denison, 1978, fig. 45-46). Le spécimen AFG 954 semble appartenir à un aigoillon d'Acanthodien (?). AFG 955 (pl. I, 5) est également un fragment de plaque tuberculée d'Arthrodire indéterminé, associé à un morceau de dent de Struniiforme ? (AFG 955a). Enfin, AFG 956 est un fragment indéterminé.

Le second niveau, d'âge famennien (KQ 1 ; spécimen AFG 952) a livré, en éboulis, un indice osseux.

3. Said Habib

Dans cette coupe (loc. 4, fig. 2), un autre fragment (AFG 959 ; Placoderme ?) a été ramassé en éboulis dans le Frasnien supérieur.

4. Ghoujerak

Lehman (*in* Boutière & Brice, 1966 : 1941) a signalé des fragments de plaques d'Arthrodires, récoltés en éboulis et provenant du Frasnien supérieur (loc. 5, fig. 2).

5. **Howz-e Dora**

L'un des deux fragments provenant de cette localité, AFG 960 (pl. 1, 7), est celui d'un *Holonema* dont l'ornementation est composée de petites rides parallèles se résolvant en rangées de petits tubercules comme sur certaines plaques d'*Holonema* du Frasnien du Maroc ou d'Australie (cf. LEHMAN, 1977, pl. III, fig. F ; MILES, 1971). La présence de ce fragment à Howz-e Dora date cette localité du Givétien ou du Frasnien (cf. DENISON, 1978 : 63).

6. **Robat-e Paï**

Le niveau 5 (Rp3d) de cette coupe (cf. BRICE, 1971 : 324-326 et fig. 64 : Famennien) a fourni une plaque dentaire entoptérygoïdienne (AFG 1014, pl. 1, 8) rapportée par M. MARTIN (Avignon) à *Dipterus* cf. *valenciennesi* (voir WHITE, 1965). Des dents de ce type sont connues dans tout le Dévonien jusqu'au Famennien inclus. Des dents de morphologie voisine mais déterminées comme *Rhinodipterus* sp. et *Dipterus* ? sp. ont été décrites dans le Frasnien d'Iran central (JANVIER, 1977, fig. 5 D-E ; JANVIER et MARTIN, 1978, pl. 1 : 1-6).

DISCUSSION

Dans les cinq coupes décrites ci-dessus, les restes de Vertébrés ont été récoltés dans le même faciès : un calcaire crinoïdique plus ou moins gréseux, jaune ou roux, à stratifications obliques et renfermant de nombreux micronodules ferrugineux (hématitiques). Cependant, ce faciès est plus ancien dans le sud de la région étudiée (Frasnien au col de Ghoujerak et à Saïd Habib ; fig. 2) qu'il ne l'est dans le nord (Famennien au Koh-e Giru ; cf. DESPARMET et MONTENAT, 1972 : 405). Par contre, au Koh-e Qutun et au Koh-e Top, ce faciès calcaréodétritique est présent à la fois dans le Frasnien et dans le Famennien. Autrement dit, en l'état actuel du matériel fossile récolté, les restes de Vertébrés du Dévonien supérieur d'Afghanistan semblent liés à un faciès calcaréodétritique diachrone ; cependant, ce matériel étant très incomplet, notamment les Placodermes, il n'est pas possible d'observer de changement significatif entre le Frasnien et le Famennien. La valeur biostratigraphique de ces fossiles est donc actuellement faible à l'exception de la microfaune du Koh-e Giru, beaucoup plus variée (cf. *Moythomasia*, cf. *Ctenacanthus*, cf. « *Cladodus* », cf. *Onychodus*, cf. *Ischnacanthus* et Vertebrata indét.) qui, elle, est un bon indicateur du Dévonien supérieur et n'est pas en désaccord avec l'âge famennien terminal (Strunien) fourni par les Invertébrés.

Quoiqu'il en soit, la région des Montagnes Centrales où ont été découverts ces Vertébrés correspondait vraisemblablement à un domaine marin chaud peu profond et largement ouvert au Frasnien, comme l'indiquent les faunes de Brachiopodes, de Polypiers (cf. BRICE, 1971) et de Bryozoaires (cf. MISTIAEN, 1980). En outre, l'abondance des apports terrigènes et le fait que, dans les coupes septentrionales (Giru, Top, Qutun), la série sédimentaire dévonienne est réduite (absence du Dévonien moyen et/ou inférieur) semblent indiquer que les Poissons vivaient en bordure du bassin, le développement du faciès hématitique étant à mettre en relation avec un lessivage du domaine émergé proche (cf. DESPARMET et MONTENAT, 1972, fig. 8 ; VACHARD, 1980, fig. 37-38).

Enfin, malgré l'état très fragmenté du matériel récolté, il ne semble pas que la faune

de Vertébrés du Dévonien supérieur afghan offre d'éléments endémiques. Les taxons présents ont à cette époque une répartition mondiale (cf. Janvier, 1977 : 286-287 et fig. 6 ; 1980, fig. 1) ainsi d'ailleurs que les Brachiopodes et les Polypiers qui leur sont associés (cf. Brice, 1971 : 326-334 ; 1977 : 273-274). Les relations fauniques les plus proches sont certainement à rechercher en Iran, dans le Frasnien de la région de Kerman où ont été décrits, entre autres, de nombreux Placodermes (dont *Holonema*), des Élasmobranches (dont *Cladodus* ? sp.), des Acanthodiens (dont des Ischnacanthiformes), des Struniiformes (dont *Onychodus* sp.), des Actinoptérygiens (*Moythomasia* sp.) et des Dipneustes (dont *Dipterus* ? sp.) (cf. Janvier, 1974, 1977, 1980 ; Lelièvre, 1980).

CONCLUSION

Le Frasnien-Famennien du secteur oriental des Montagnes Centrales et du nord-ouest de l'Afghanistan a livré des restes de Vertébrés dans sept localités différentes. Dans cinq d'entre elles (Top, Qutun, Saïd Habib, Ghoujerak et Howz-e Dora), il s'agit surtout de fragments de Placodermes (dont *Holonema*) et, à Robat-e Paï, d'un Dipneuste, *Dipterus* cf. *valenciennesi*. La septième (Koh-e Giru), datée du Famennien terminal, renfermait une microfaune relativement abondante avec des Actinoptérygiens (cf. *Moythomasia*), des Élasmobranches (cf. *Ctenacanthus* et cf. « *Cladodus* »), des Struniiformes (cf. *Onychodus*), des Acanthodiens (cf. *Ischnacanthus*) et des Vertébrés indéterminés (Dipneustes ou Ostéolépide ?, et Placoderme ?). Cette faune, représentée par des taxons à répartition mondiale, est à mettre en relation plus particulièrement avec celle de l'Iran central. En Afghanistan, elle est liée à des faciès calcaires crinoïdiques, gréseux, à micronodules ferrugineux, indicateurs d'un milieu de plate-forme, peu profond et proche de reliefs émergés.

Remerciements

Nous voulons exprimer notre reconnaissance à tous les spécialistes qui ont contribué aux déterminations paléontologiques : D. Brice (Lille) pour les Brachiopodes dévoniens, G. Termier (Paris) pour les Brachiopodes tournaisiens, E. Groessens (Bruxelles) pour les Conodontes, D. Vachard (Paris) pour les microfaunes du Famennien-Tournaisien et M. Martin (Avignon) pour les Dipneustes. L'un de nous (A. B.) voudrait également remercier M. Dubreuil (Nantes) qui lui a fourni des échantillons du Dévonien inférieur du secteur méridional des Montagnes Centrales pour des essais de dissolution à l'acide de la roche. Le support logistique et financier de la mission de 1978 a été assuré par la Mission Permanente du CNRS en Afghanistan (E. Heintz étant responsable du groupe « Vertébrés ») et par le Muséum national d'Histoire naturelle (Paris). D. Serrette (Paris) a réalisé les photographies des planches. Mme S. Laroche (Paris) a pris les clichés au MEB.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Blaise, J., P. Bordet, C. Montenat, R. Desparmet et P. Marin, 1977. — Recherches géologiques dans les Montagnes Centrales de l'Afghanistan (Hazarajat et sa bordure orientale). *In* Livre à la mémoire de A. F. de Lapparent. *Mém. Soc. géol. Fr.*, h.s., **8** : 117-143.

Blieck, A., et B. Mistiaen, 1979. — Découverte de Vertébrés dans le Dévonien d'Afghanistan. *In* 7[e] Réun. Ann. Sc. Terre (Lyon) : 60.

Boutière, A., et D. Brice, 1966. — La série dévonienne de Chaghana-Oudjerak (Province de Ghazni, Afghanistan). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* D, **263** : 1940-1942.

Brice, D., 1971. — Étude paléontologique et stratigraphique du Dévonien de l'Afghanistan. Contribution à la connaissance des Brachiopodes et des Polypiers Rugueux. *Notes Mém. Moyen-Orient,* **11** : 1-364.

— 1977. — Biostratigraphie du Dévonien d'Afghanistan. *In* Livre à la mémoire d'A. F. de Lapparent. *Mém. Soc. géol. Fr.,* h.s., **8** : 267-276.

Denison, R., 1978. — Placodermi. *In* Schultze, H.-P., & Kuhn, O., Handbook of Paleoichthyology, **2** : 1-128.

— 1979. — Acanthodii. *In* ibid., **5** : 1-62.

Desparmet, R., et C. Montenat, 1972. — Les transgressions du Paléozoïque en Hazarajat (Afghanistan central). *Revue Géogr. phys. géol. dyn.,* 2, **14** (4) : 397-414.

Gross, W., 1950. — Die paläontologische und stratigraphische Bedeutung der Wirbeltierfaunen des Old Reds und der Marinen Altpaläozoischen Schichten. *Abh. dt. Akad. Wiss. Berl.,* Mat. Nat. Kl., **1** : 1-130.

— 1973. — Kleinschuppen, Flossenstacheln und Zähne von Fischen aus Europaïschen und Nordamerikanischen Bonebeds des Devons. *Palaeontographica,* A, **142** : 51-155.

Janvier, P., 1974. — Preliminary report on Late Devonian fishes from Central and Eastern Iran. *Geol. Surv. Iran,* Rep. 31 : 1-48.

— 1977. — Les Poissons dévoniens de l'Iran central et de l'Afghanistan. *In* Livre à la mémoire d'A.F. de Lapparent. *Mém. Soc. géol. Fr.,* h.s., **8** : 277-289.

— 1980. — Osteolepid remains from the Devonian of the Middle East, with particular reference to the endoskeletal shoulder girdle. *In* Panchen, A. L., The terrestrial Environment and the origin of laod Vertebrates. *System Assoc.,* Spec. Vol., **15** : 223-254.

Janvier, P., et M. Martin, 1978. — Les Vertébrés dévoniens de l'Iran central. I : Dipneustes. *Geobios,* **11** (6) : 819-833.

Jessen, H., 1966. — Die Crossopterygier des Oberen Plattenkalkes (Devon) der Bergisch-Gladbach-Paffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge) unter Berücksichtigung von amerikanischen und europaïschen *Onychodus*-Material. *Ark. Zool.,* 2, **18** (14) : 305-389.

— 1968. — *Moythomasia nitida* Gross und *M.* cf. *striata* Gross, devonische Palaeonisciden aus dem Oberen Plattenkalk der Bergisch-Gladbach-Paffrather-Mulde (Rheinisches Schiefergebirge). *Palaeontographica,* A, **128** (4-6) : 87-114.

Lapparent, A. F., de, 1972. — Esquisse géologique de l'Afghanistan. *Revue Géogr. phys. Géol. dyn.,* 2, **14** (4) : 327-343.

Lehman, J.-P., 1977. — Nouveaux arthrodires du Tafilalet et de ses environs. *Annls Paléont.* (*Vert.*), **63** (2) : 105-132.

Lelièvre, H., 1980. — Les Arthrodires Dinichthyidae du Dévonien supérieur des régions de Kerman et de Tabas (Iran Central). Thèse Doct. 3[e] cycle, Univ. P. et M. Curie (Paris VI) : 95 p. (inédit).

Miles, R. S., 1971. — The Holonematidae (placoderm fishes), a review based on new specimens of *Holonema* from the Upper Devonian of Western Australia. *Phil. Trans. R. Soc.,* London, B, **263** (849) : 101-234.

Mistiaen, B., 1980. — Niveaux construits à Bryozoaires Fistuliporides dans le Dévonien de l'Hazarajat, Afghanistan central. *Bull. Soc. géol. Fr.,* 7, **22** (1) : 103-113.

Reif, W. E., 1978. — Types of morphogenesis of the dermal skeleton in fossil sharks. *Paläont. Z.,* **52** (1/2) : 110-128.

VACHARD, D., 1980. — Téthys et Gondwana au Paléozoïque supérieur : les données afghanes. Biostratigraphie, micropaléontologie, paléogéographie. *Doc. Trav. I.G.A.L. Paris*, **2** : 1-463.

WHITE, E. I., 1965. — The head of *Dipterus valenciennesi* Sedgwick & Murchison. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geol., **11** (1) : 1-45.

Planche I

Vertébrés du Dévonien supérieur d'Afghanistan.

1-4. — Koh-e Giru, Strunien (échantillon 71-45) : 1, AFG 958e (cliché MEB n° 320-40), cf. *Onychodus*, dent parasymphysaire ; 2, AFG 958f (324-40), fragment de Dipneuste ou d'Ostéolépide (?) ; 3, AFG 958g (317-80), cf. *Onychodus*, dent parasymphysaire ; 4, AFG 958b (312-40), cf. *Moythomasia*, écaille des flancs.

5. — Koh-e Qutun, Frasnien supérieur (échantillon KQ 5), spécimen AFG 955, Arthrodire indet., fragment de plaque.

6. — *Ibid.* (échantillon KQ 3), spécimen AFG 953, *Holonema* sp., fragment d'antéro-dorsolatérale droite ?

7. — Howz-e Dora, spécimen AFG 960, *Holonema* sp., fragment de plaque.

8. — Robat-e Paï, spécimen AFG 1014, dent entoptérygoïdienne, *Dipterus* cf. *valenciennesi* (l'avant est à droite).

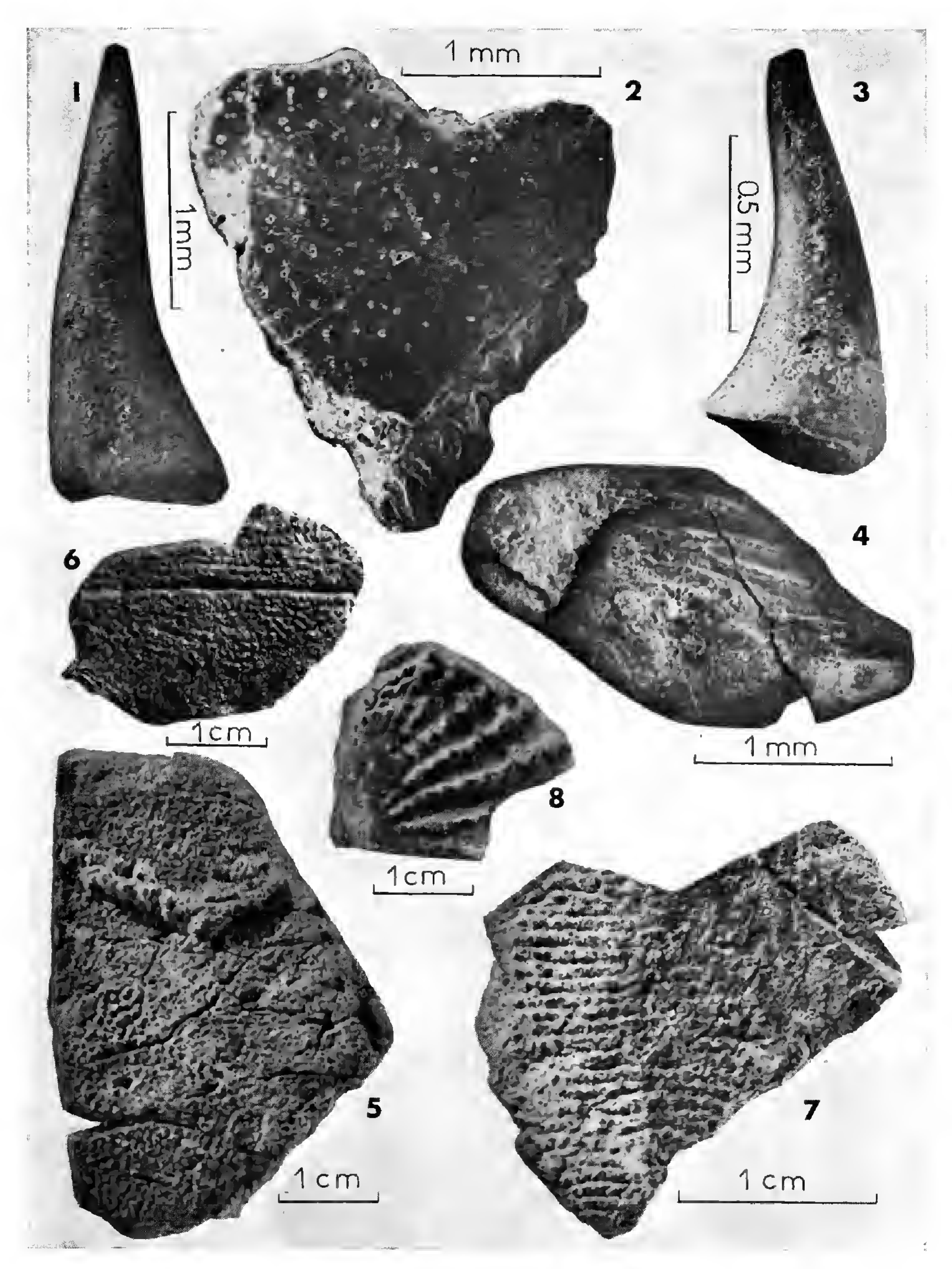


PLANCHE I

PLANCHE II

Vertébrés du Strunien du Koh-e Giru (échantillon 71-44), Afghanistan central.

1. — AFG 957 q (cliché MEB n° 342-200), écaille d'Acanthodien (recristallisée).
2. — AFG 957 h (332-120), cf. *Ctenacanthus*, écaille.
3. — AFG 957m (339-30), cf. *Onychodus*, dent coronoïde ?
4. — AFG 957k (336'-40), cf. « *Cladodus* », dent.
5. — AFG 957j (335-70), *ibid.*
6. — AFG 957e (331-30), cf. *Moythomasia*, écaille des flancs.
7. — AFG 957d (330-30), *ibid.*
8. — AFG 957n (340-60), cf. *Onychodus*, dent parasymphysaire.
9. — AFG 957p (345-180), Élasmobranche indét., écaille.
10. — AFG 957l (338-50), Vertébré indét.

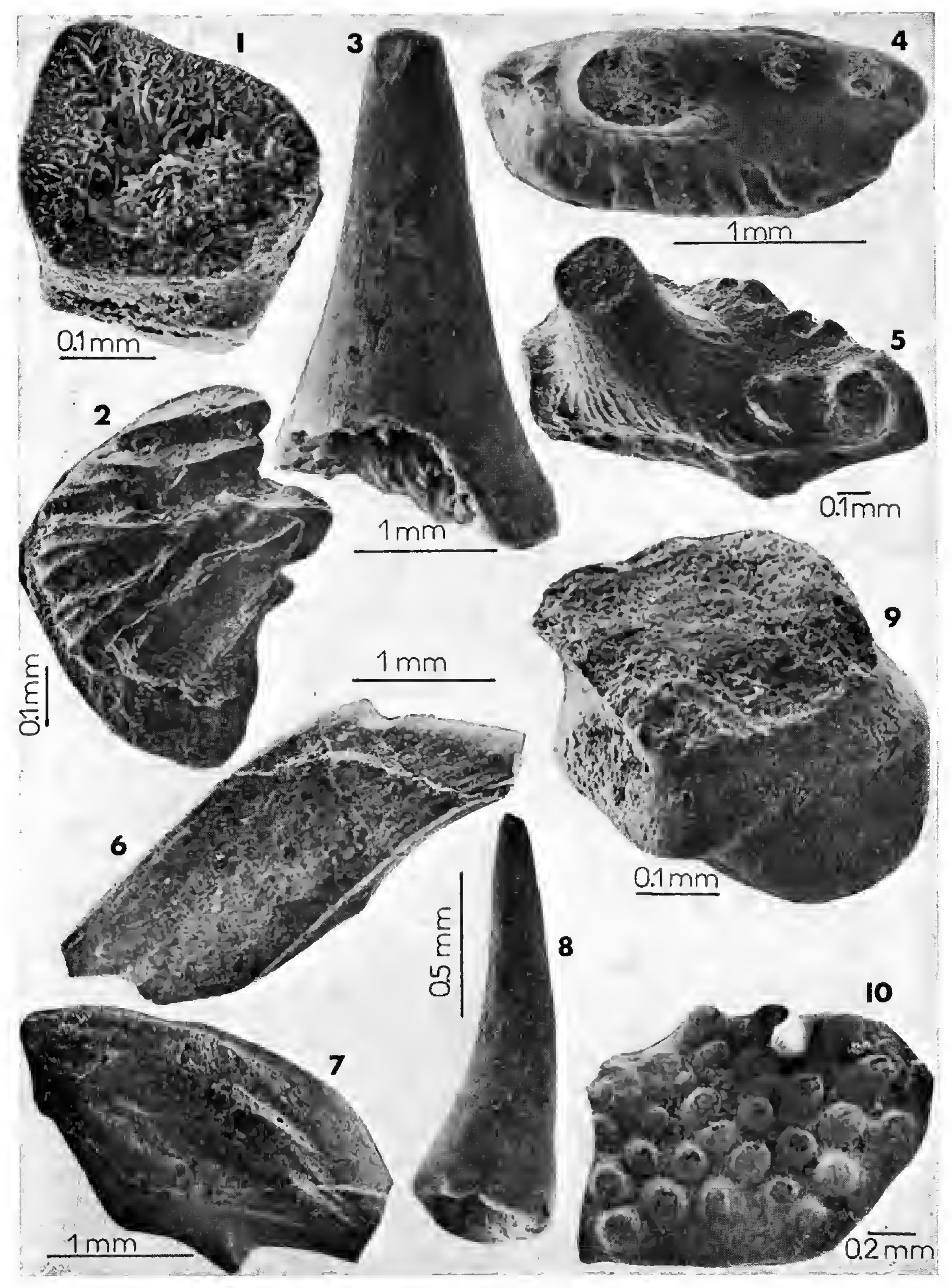


PLANCHE II

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section C, nos 1-2 : 21-41.

Essai de définition des relations phylogénétiques des Holocentroidea nov. et des Trachichthyoidea nov. (Pisces, Acanthopterygii, Béryciformes)

par Mireille GAYET

Résumé. — Un essai de définition des relations phylogénétiques des Holocentroidea nov. et des Trachichthyoidea nov. (Pisces, Acanthopterygii) est présenté ici à partir des formes mésogéennes du Crétacé à l'actuel.

Abstract. — An attempt of definition of the phylogenetical relationships of the Holocentroidea nov. and of the Trachichthyoidea nov. (Pisces, Acanthopterygii), is presented here from the study of the mesogean forms from Cretaceous to present.

Zusammenfassung. — Ein Versuch der phylogenetischen Verbindungen der Holocentroidea nov. und Trachichthyoidea nov. (Pisces, Acanthopterygii) ist, mit Hilfe der Mesoge Gattungen aus der Oberkreide bis zu heute, hier vorgeschlagen.

Mireille GAYET (cf. Mireille GAUDANT), *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.* (*LA 12 CNRS.*)

L'étude anatomique et systématique des Poissons anciennement placés dans les Acanthoptérygiens, et plus exactement dans les Béryciformes, provenant des gisements crétacés mésogéens, a donné lieu à différents travaux dont le présent mémoire est la conclusion. Ces travaux sont les suivants :

— Cénomanien inférieur : Israël (Ramallah), M. GAYET, 1980*a* : Liban (Hakel et Hadjula), M. GAUDANT, 1968, 1969, 1979 : M. GAYET, 1979, 1980*b* ; Maroc (Jbel Tselfat), M. GAUDANT, 1978*a* ;

— Cénomanien moyen : Portugal (Laveiras), M. GAUDANT, 1978*b* ;

— Sénonien : Liban (Sahel-Alma), M. GAYET (*sous presse*).

Lors de l'essai de définition des relations phylogénétiques des Poissons Eurypterygii non Acanthomorpha (M. GAYET, 1980*c*), il a été dit que la séparation des Acanthomorpha semble pouvoir être fondée sur les synapomorphies suivantes :

— disparition de l'urodermal,

— disparition définitive des plaques dermiques dorsale et ventrale de la nageoire caudale,

— apparition d'une crête supraoccipitale,

— apparition d'épines vraies aux nageoires dorsale et anale (M. Gaudant, 1977) et formation pour cette dernière d'un complexe hémaxanal résultant de la fusion de plusieurs axonostes qui prennent appui sur l'hémapophyse de la première vertèbre postabdominale.

Les Acanthomorpha vont ensuite se diviser en deux groupes : les Acanthopterygii et les Paracanthopterygii.

Si la monophylie des Paracanthopterygii reste à démontrer, celle des Acanthopterygii est fondée sur une synapomorphie : le développement d'une épine pelvienne. Cependant, on peut prendre en considération plusieurs autres apomorphies, connues chez d'autres groupes mais toujours de façon occasionnelle :

1. Une nageoire dorsale dont la partie antérieure comprend un très grand nombre d'épines situées alternativement dans deux plans symétriques par rapport au plan médian et dont la taille des plus postérieures diminue légèrement. En effet, ce caractère est connu chez tous les Holocentridae tant fossiles qu'actuels, chez *Stichocentrus* et chez *Pycnosteroides*. Chez les Trachichthyidae, cependant, les épines de la nageoire dorsale, en nombre plus réduit, ne sont pas alternées sauf chez le genre *Hoplostethus*. Cependant, parmi les formes crétacées laissées *incertae sedis* au sein des Béryciformes, *Judeoberyx*, *Plesioberyx*, *Pattersonoberyx* et *Cryptoberyx*, seuls les deux derniers genres, proches des Trachichthyidae, ne présentent plus ce caractère. L'apparition d'épines alternées à la nageoire pourrait éventuellement être liée à l'augmentation du nombre d'épines. En effet, *Pycnosteroides* et les Holocentridae ont généralement plus de huit épines, tandis que les Trachichthyidae ne dépassent jamais ce nombre et en possèdent même fréquemment moins ; cependant, cette explication n'est pas applicable au genre *Hoplostethus* dont le nombre d'épines alternées ne dépasse jamais sept. Par ailleurs, les Chaetodontidae présentent quatre épines anales alternées. C'est pourquoi, il semble préférable de faire apparaître ce caractère avant la séparation de l'ensemble des Acanthoptérygiens en acceptant ensuite la tendance à la régression au sein des Trachichthyidae. Enfin, il est nécessaire de noter que, d'après N. Bonde (*com. pers.*), les Polymixiidae de la Mo-Clay Formation posséderaient ce même caractère. Il serait alors possible de le considérer comme une synapomorphie au niveau des Acanthomorpha, avec régression chez certains groupes.

2. Un développement plus important de la pénultième épine anale par rapport à la dernière [on retrouve ce caractère chez certains Trachichthyidae proches du stock ancestral comme *Judeoberyx* (M. Gayet, 1980*a*) et *Cryptoberyx* (M. Gayet, 1980*b*)].

3. La perte de la nageoire adipeuse.

4. La position thoracique des nageoires pelviennes.

5. La morphologie du ptérotique. M. Gayet (1979 : 323) a montré qu'à partir d'une forme ancestrale avec contact pariéto-ptérotique étroit mais présent, ouverture pour le canal sensoriel en direction du préopercule en U largement ouvert, ouverture en U distincte de celle d'entrée du canal, deux tendances vont se dessiner suivant les deux lignées Holocentroidea et Trachichthyoidea. Chez les Holocentridae crétacés, il y a rétrécissement du passage en U et le contact pariéto-ptérotique est encore présent, bien qu'étroit, sous l'expansion postérieure des frontaux. Chez les Holocentridae actuels, cette tendance à la fermeture est légèrement moins marquée et le contact pariéto-ptérotique a disparu. Chez les Trachich-

thyidae crétacés, la tendance est à l'agrandissement de l'ouverture préoperculaire et à l'élargissement de la gouttière pour la branche sensorielle frontale qui sera prolongée par les cavités mucipares. Chez *Pycnosteroides*, l'ouverture du canal sensoriel en direction du préopercule tend à se rétrécir à sa partie supérieure comme elle le fait chez les Holocentridae. Toutefois cette tendance ne se réalisera pas totalement. Le contact entre pariétal et ptérotique n'existe plus mais une plaque osseuse peu développée est encore présente en arrière de la gouttière du canal sensoriel.

6. Le développement de la crête supraoccipitale qui vient au contact des épiotiques à l'arrière de ceux-ci. Ce caractère spécialisé, signalé par S. Zehren (1979) chez les Holocentridae existe, en fait, chez les deux autres familles (Trachichthyidae et Pycnosteroididae).

En 1973, D. E. Rosen, comparant les éléments pharyngiens des Trachichthyidae et des Holocentridae, a mis en évidence une différence qui lui a paru essentielle entre ces deux familles. En effet, chez les Trachichthyidae, les dents des 3e et 4e pharyngobranchiaux sont réunies sur un unique élément pharyngien (p. 470). Par contre, chez les Holocentridae, l'arrangement primitif en deux plaques séparées se trouve conservé mais la 4e plaque dentée est articulée avec la 3e plaque pharyngobranchiale (p. 471). Ces observations ne concernent que des poissons actuels, les plaques pharyngiennes des genres fossiles appartenant à ces deux familles demeurant jusqu'à présent inconnues. Il est cependant possible de supposer que le type ancestral correspondait à deux plaques séparées telles qu'on les connaît chez *Pycnosteroides* (M. Gayet, 1980*a*, fig. 53). A partir de ce type, se seraient manifestées indépendamment dans les deux lignées, les tendances décrites par D. E. Rosen.

Ce genre, *Pycnosteroides*, avait été placé par A. S. Romer (1945 : 585), puis par L. Bertin & C. Arambourg (1958 : 2379), dans les Polymixiidae, pour en être retiré par C. Patterson (1964 : 389) qui le rapprocha de *Dinopteryx* dans la famille des Dinopterygoidae.

En 1969, D. E. Rosen & C. Patterson le replaçaient, sans autres explications, parmi les Polymixiidae qu'ils érigeaient au rang d'ordre : les Polymixiiformes. Dès lors, cet ordre pouvait présenter la possibilité de développer, chez certains représentants seulement, une épine pelvienne, ce qui aurait pu être un argument en faveur de son intégration dans le super-ordre des Acanthoptérygiens. Les auteurs estimaient cependant (p. 454) que cette épine pelvienne devait être considérée comme le résultat d'une évolution parallèle affectant les deux groupes. Sur la base de deux caractères, la présence d'un méplat suboculaire et la possession de trois prédorsaux, D. E. Rosen & C. Patterson suggéraient un rapprochement entre les Polymixiiformes et les Paracanthoptérygiens.

Les caractères qui permettent de placer *Pycnosteroides* au sein des Polymixiiformes seraient la possession d'un entoptérygoïde denté et de dix-huit rayons à la nageoire caudale. Or, le premier caractère, primitif, n'a en fait de valeur effective qu'au niveau de certains Béryciformes (Trachichthyidae et Holocentridae) chez lesquels il disparaît. Au sujet du second caractère, il est intéressant de signaler l'observation faite sur un spécimen de *Pycnosteroides levispinosus*, où le squelette caudal présente en effet le premier rayon principal du lobe dorsal bifurqué (une seule division longitudinale). On peut donc supposer que la réduction du nombre de lépidotriches caudaux serait une acquisition récente chez *Pycnosteroides*, obtenue indépendamment de celle observée chez les Polymixiiformes et les Percopsiformes.

1. HOLOCENTROIDEA sup-fam. nov.

A partir du stock ancestral acanthoptérygien, les Holocentroidea se distinguent donc par les caractères spécialisés suivants :

— développement du méplat suboculaire le long de tous les infraorbitaux (le caractère ancestral étant le développement sur le 3e infraorbital seulement),

— développement vers l'arrière des frontaux au-dessus de la fosse posttemporale qui devient ainsi secondairement fermée,

— tendance à la séparation du pariétal et du ptérotique (ces deux os sont encore en contact chez *Stichocentrus* mais la soudure est cachée par les frontaux, fig. 1).

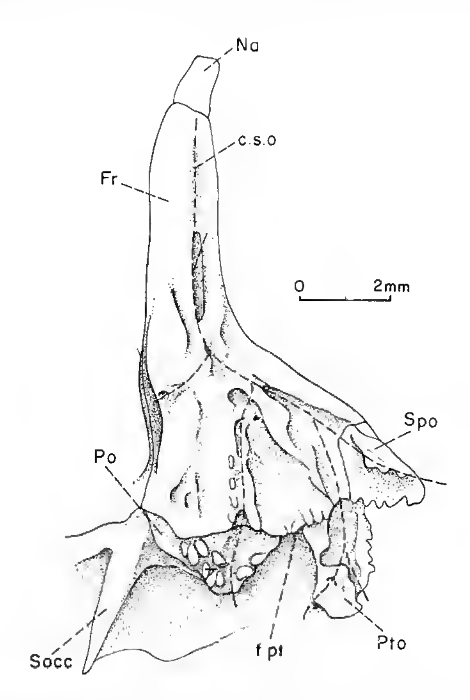


Fig. 1. — *Stichocentrus spinulosus* Gayet, vue supérieure du neurocrâne (MNHNP HDJ-73-99).

A partir du stock Holocentroidea, *Stichocentrus* et *Pycnosteroides* vont se séparer des Holocentridae par deux caractères :

— tendance au développement de l'épine neurale de la seconde vertèbre préurale,

— développement d'un écusson dorsal.

Il faut noter, en effet, que l'état « épine neurale courte » apparaît comme ancestral au niveau des Acanthoptérygiens. Cette épine reste courte chez les Trachichthyidae et chez les Holocentridae. Chez *Pycnosteroides* elle est longue. Chez *Stichocentrus liratus* et chez *Stichocentrus elegans* elle est courte, mais *Stichocentrus spinulosus*, qui apparaît par ailleurs comme plus spécialisée que les deux autres espèces (M. Gayet, 1980*b* : 96), montre une épine neurale de la vertèbre préurale 2 mi-longue (*ibid* ; fig. 70). On peut donc considérer qu'une tendance à l'allongement s'observe dans la lignée *Stichocentrus-Pycnosteroides*, tendance totalement acquise chez ce second genre seulement.

La seconde synapomorphie qui relie *Stichocentrus* et *Pycnosteroides* est l'existence d'un écusson à l'avant de la nageoire dorsale. Chez *Stichocentrus*, en effet, un écusson osseux (écus. D) plus ou moins quadrangulaire et présentant une pointe postérieure (fig. 2, a et b) a pu être mis en évidence en avant et à la base de la première épine dorsale. Cet écusson présente une légère échancrure postérieure dans laquelle s'emboîte la partie antérieure saillante du premier axonoste proximal dorsal. Chez *Pycnosteroides* (fig. 3), un écusson de forme plus allongée, plus tubulaire, est présent mais situé plus en avant (il est moins accolé à la première épine). Cet écusson dorsal se retrouve également chez les Chaetodontidae (fig. 4). Franchement conique, pointu à l'avant, il coiffe la pointe antérieure du crochet du premier axonoste de la nageoire dorsale. Comme chez *Pycnosteroides*, il n'entre pas en contact avec la première épine dorsale. Il faut noter également que *Scatophagus*, considéré par plusieurs auteurs comme ayant des relations phylogénétiques avec *Pycnosteroides* (C. Patterson, 1964 : 393), présente un premier axonoste proximal de la nageoire dorsale avec un grand processus en crochet mais ne possède pas d'écusson (fig. 5).

Par ailleurs, l'observation de l'individu HDJ-73-87, rapporté à *Stichocentrus*, montre, derrière un écusson dorsal légèrement déplacé, la partie supérieure du premier axonoste proximal (fig. 2). On constate que la partie médiane de la tête de l'axonoste est creusée en une concavité qui permet à la pointe antérieure de la première épine dorsale de venir s'y emboîter, assurant ainsi un système de blocage vers l'avant. Un tel système ne se retrouve pas chez *Pycnosteroides* et apparaît comme une apomorphie pour *Stichocentrus*. J. Tyler, en 1970, a décrit un verrouillage identique chez des représentants de la famille des Acanthuridae. Chez cette famille, cependant, il existe toujours deux épines articulées sur le premier axonoste : l'une antérieure, petite, assure le blocage (elle pourrait correspondre à l'écusson dorsal de *Stichocentrus*), l'autre, postérieure, nettement plus longue, s'articule normalement. On peut noter, enfin, que les Acanthuridae ont été associés aux Chaetodontidae. Sans vouloir émettre d'hypothèse trop avancée, il est possible cependant que cette famille ait pris naissance à partir d'une forme voisine de l'ancêtre *Stichocentrus-Pycnosteroides*.

Pycnosteroides se sépare de *Stichocentrus* par les apomorphies suivantes (M. Gayet, 1980*b* : 67) :

— réduction du nombre de lépidotriches caudaux à 18 (dont 16 branchus) et passage d'une nageoire caudale fourchue à une nageoire en palette,

— tendance à la perte du caractère cténoïde des écailles (les écailles situées au voisinage des nageoires pelviennes sont cténoïdes, tandis que les autres ont régressé au stade cycloïde),

— développement du corps en hauteur.

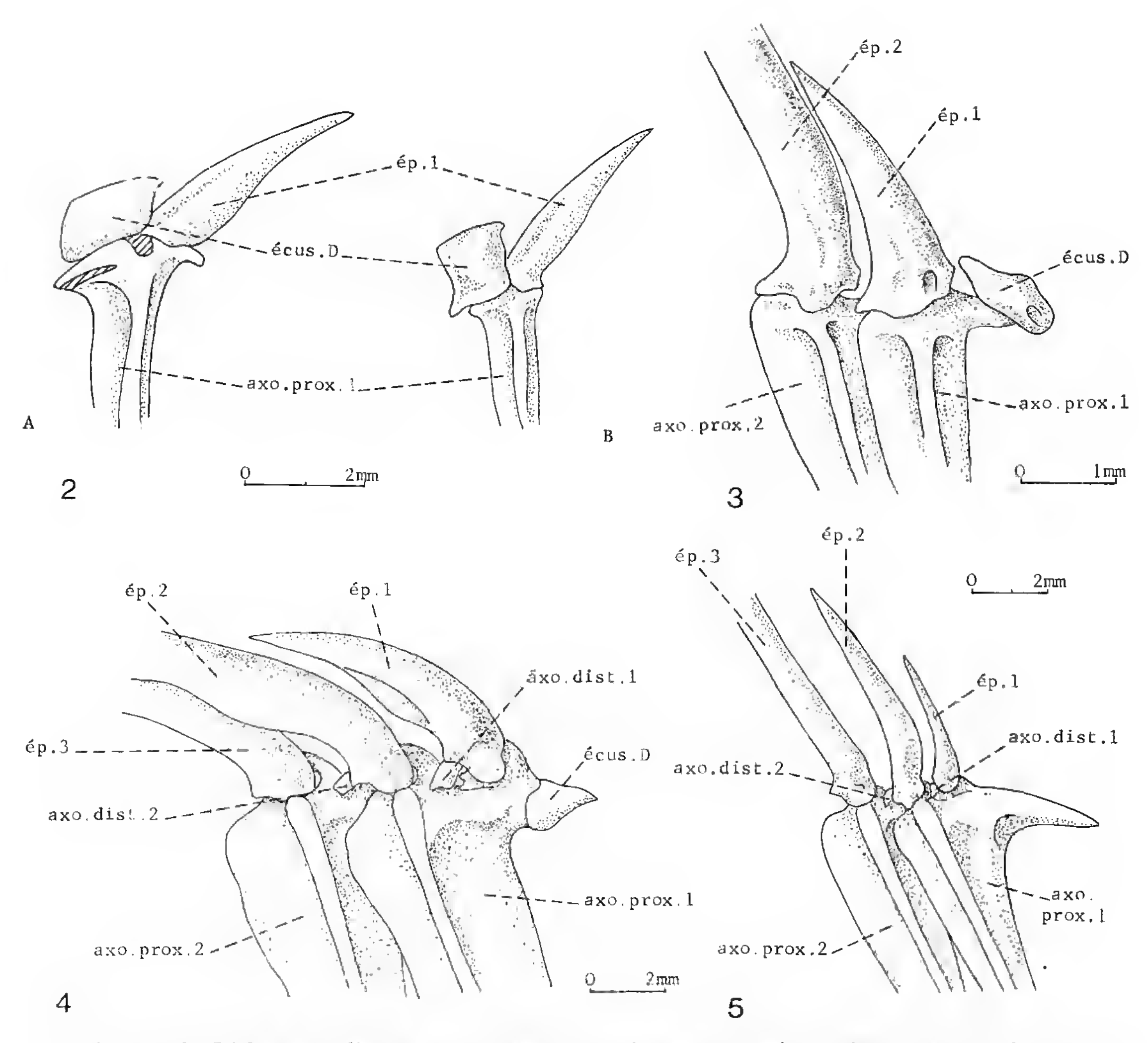


Fig. 2-5. — 2, *Stichocentrus liratus* Patterson, écusson dorsal et première épine de la nageoire dorsale (MNHNP A : HDJ-73-87 et B : HDJ-73-90) ; 3, *Pycnosteroides levispinosus* Hay, écusson dorsal et premières épines de la nageoire dorsale (MNHNP HDJ-73-97) ; 4, *Chaetodon hoefleri*, écusson dorsal et premières épines de la nageoire dorsale (coll. pers.) ; 5, *Scatophagus argus*, premières épines de la nageoire dorsale (coll. pers.).

Les Holocentridae, groupe-frère de *Stichocentrus-Pycnosteroides*, sont caractérisés par :

1. L'élargissement notable des épines neurale, surtout, et hémale de la 4[e] vertèbre préurale : cet élargissement, très peu marqué chez *Caproberyx* (C. Patterson, 1968, fig. 21) et chez *Erugocentrum* (J. Radovčić, 1975 : 42), est nettement observable chez *Alloberyx* et chez *Ctenocephalichthys* (M. Gayet, *sous presse*, fig. 11 et 18) ainsi que chez les formes

tertiaires du Monte Bolca (fig. 6 et 7) et actuelles (fig. 8). Un tel élargissement n'a pas été décrit chez *Stichoberyx* du Maroc (M. Gaudant, 1978*a*, fig. 21) mais le mauvais état de conservation de ce fossile ne permet pas d'en être absolument certain.

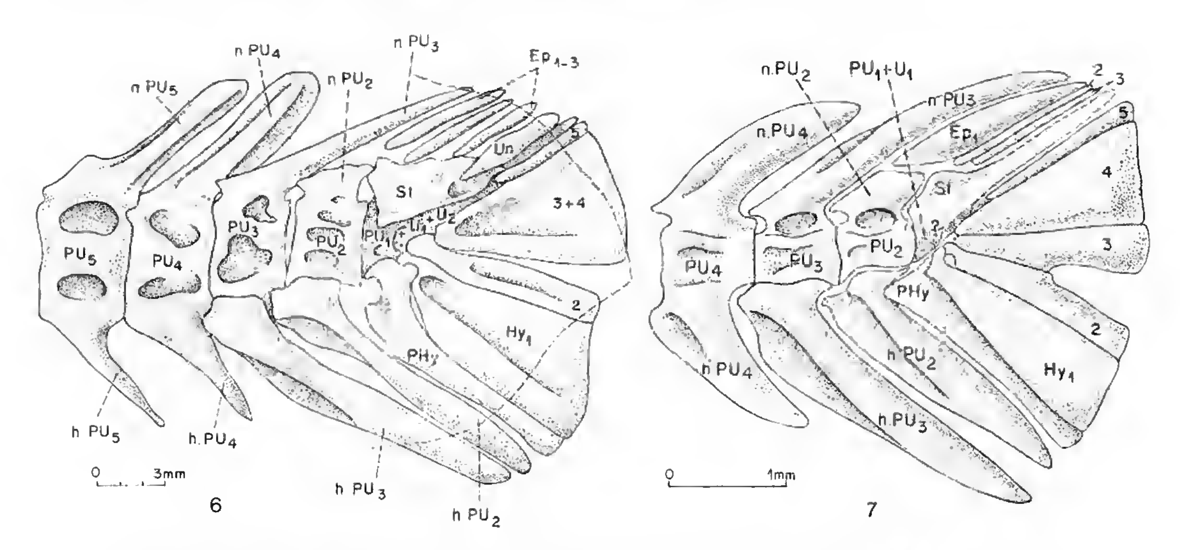


Fig. 6-7. — 6, *Eoholocentrum macrocephalum* (de Blainville), squelette caudal (BMNH 1925 b) ; 7, *Berybolcencis leptacanthus* (Agassiz), squelette caudal (AMNH sans numéro).

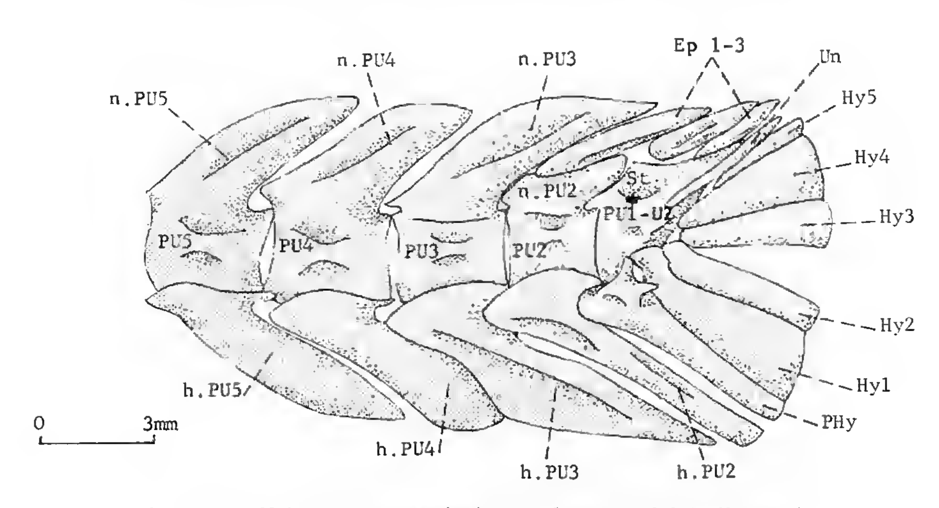


Fig. 8. — *Holocentrus ascensionis*, squelette caudal (coll. pers.).

Il est curieux de constater que, dans tous les cas, la troisième épine neurale est normale, contrairement aux formes actuelles où elle est élargie. D. Bardack (1976) a observé chez *Kansius sternbergi* du Sénonien inférieur du Kansas un élargissement de l'épine neurale

de la troisième vertèbre préurale, et de celle-ci seulement ; ce cas semble unique. Par ailleurs, ce genre est trop mal connu pour que l'on puisse décider de ses relations phylogénétiques au sein des Holocentridae [1].

2. Le contact pariéto-ptérotique qui semble être totalement disparu dès ce stade.

Les Holocentridae vont se diviser en deux lignées : les Alloberycinae sub-fam. nov. et les Tenuicentrinae sub-fam. nov., Myripristinae et Holocentrinae.

A. — Alloberycinae sub-fam. nov.

Une seule synapomorphie semble réunir entre eux les cinq genres crétacés : *Ctenocephalichthys*, *Alloberyx*, *Parospinus* (Sahel-Alma, Liban), *Caproberyx* (Craie d'Angleterre) et *Stichoberyx* (Jbel Tselfat, Maroc) ; il s'agit de la configuration des deux premiers infraorbitaux, le second étant complètement encastré dans le premier (sans bord libre). C. Patterson avait représenté (1967, fig. 10), une même disposition chez *Pattersonoberyx pharsus* qu'il attribuait au genre *Caproberyx*. Il a été démontré que cette espèce, laissée en position *incertae sedis* au sein des Acanthopterygii, n'avait pas les apomorphies nécessaires pour être intégrée dans les Holocentridae : par ailleurs, le second infraorbital, bien qu'effectivement encastré dans le premier, possède un bord libre comme chez certains Trachichthyidae (M. Gayet, 1980*b*).

Ctenocephalichthys, *Alloberyx* et *Parospinus* semblent se séparer des autres genres, par la diminution du nombre de lépidotriches pelviens à six, rejoignant en cela les Trachichthyidae.

Ctenocephalichthys se sépare des deux autres genres par le développement d'une très forte épine operculaire et la perte de la cténoïdie des écailles.

Alloberyx et *Parospinus* diffèrent de *Ctenocephalichthys*, outre l'absence des apomorphies qui caractérisent ce dernier, par la présence de cinq épines anales et d'une très forte ornementation des os de la tête et des écailles.

Caproberyx et *Stichoberyx* se séparent des trois genres précédents par une tendance à la réduction de l'épine préoperculaire, petite chez *Stichoberyx* (M. Gaudant, 1978*a* : fig. 19) et absente chez *Caproberyx* (C. Patterson, 1964 : 359).

Caproberyx se caractérise par un développement important de la crête supraoccipitale, sans renflement antérieur, tandis que *Stichoberyx* présente trois prédorsaux caractéristiques en forme de T (il faut noter que de tels prédorsaux peuvent également être observés chez *Ctenocephalichthys brevispinus*).

B. — Tenuicentrinae sub-fam. nov. + Myripristinae + Holocentrinae

Six apomorphies permettent de réunir les formes tertiaires et actuelles :

1. La régression de la hauteur de la série infraorbitale y compris le lacrymal.

1. D'après J. D. Steward (University of Kansas), l'épine neurale élargie chez ce genre serait la 4[e] et non la 3[e] comme le signalait D. Bardack (comm. pers.).

2. La tendance à la fermeture du cératohyal distal. En effet, chez les Holocentroidea crétacés, le cératohyal distal est soit haut [*Alloberyx* (M. Gayet, *sous presse*, fig. 10), *Pycnosteroides* (M. Gayet, 1980*b*, fig. 52)], soit étroit [*Stichocentrus* (fig. 9), *Caproberyx* (C. Patterson, 1964, fig. 73)], mais toujours nettement perforé au niveau de la fenêtre pour l'artère hyoïdienne. Chez les formes tertiaires (fig. 10) ou actuelles, il est généralement fermé (*Adioryx* possède une très petite fenêtre).

3. La diminution du nombre de prédorsaux qui se fixe à deux.

4. La tendance au « dédoublement » de la nageoire dorsale, la taille des épines postérieures diminuant fortement, alors que chez les formes crétacées, les épines postérieures peuvent être plus longues que les premières ou d'égale longueur.

5. La fusion des deux complexes terminaux en un complexe unique (signalée par C. Patterson en 1968 chez *Stichocentrus*, cette fusion n'a pu être confirmée malgré l'observation du même matériel). Par ailleurs, l'interprétation donnée par L. Sorbini & R. Tirapelle (1974, fig. 6) impliquant une fusion du stégural et du complexe uroterminal ainsi que la présence d'un complexe uropseudurostylaire libre chez *Eoholocentrum macrocephalum* paraît erronée. L'individu B.M.P. 1925b conservé au British Museum of Natural History, montre nettement (fig. 6) que — comme chez les genres actuels — il y a fusion des deux complexes en un complexe unique (PU1 + U1 + U2 + Ur), tandis que la limite entre le stégural et ce complexe est parfaitement visible. On peut remarquer, en outre, un élargissement très net de l'épine neurale de la 4e vertèbre préurale que n'ont pas signalé les auteurs.

6. Le développement d'écailles sur toute la hauteur de l'opercule le long de son bord antérieur (en une ou deux rangées), alors que les formes crétacées ne possèdent que quelques écailles situées au niveau du processus opercularis. Il faut signaler que l'opercule d'*Eoholocentrum* ne porte pas seulement deux écailles au niveau du processus opercularis, comme l'ont signalé L. Sorbini & R. Tirapelle (1974, fig. 2), mais bien une série d'écailles le long du bord antérieur de l'opercule comme chez les formes actuelles.

Deux genres, *Adriacentrus* et *Erugocentrum*, ont été décrits dans le Turonien de Croatie et de l'île de Hvar (Yougoslavie) par J. Radovčić (1975). La fossilisation de ce matériel n'étant pas excellente, il est impossible de certifier la présence ou l'absence de certains caractères. La position donnée de ces genres au sein de la lignée peut donc être légèrement erronée. C'est ainsi qu'*Adriacentrus* présente au moins la cinquième synapomorphie (fusion des complexes terminaux) et se caractérise par le fort développement de l'épine hémale de la seconde vertèbre préurale. *Erugocentrum* présente, en plus, les seconde et troisième synapomorphies (fermeture du cératohyal distal et perte d'un prédorsal) et se spécialise par la perte de toute ornementation des os de la tête. Il faut noter également, à propos de ce genre, que bien que le dédoublement de la nageoire dorsale ne soit pas observable, le nombre d'épines dorsales (12) ne se rencontre que chez les Holocentridae du Monte Bolca ou actuels.

Les deux genres du Monte Bolca, *Beryholcensis* et *Tenuicentrum*, se sont séparés avant la distribution des deux sous-familles actuelles (Holocentrinae et Myripristinae) et ont évolué pour leur propre compte en manifestant deux tendances :

— augmentation du nombre de vertèbres,

— accroissement du nombre d'épines de la nageoire dorsale.

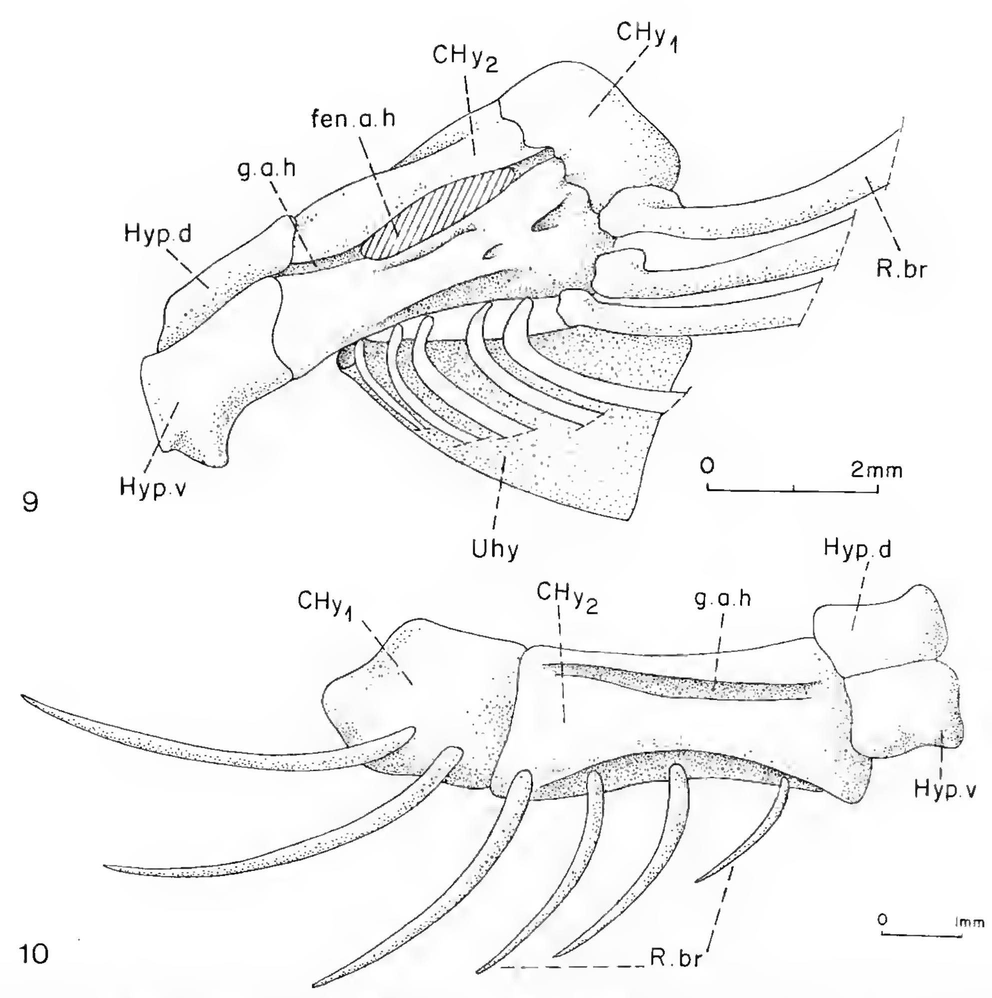


Fig. 9-10. — 9, *Stichocentrus liratus* Patterson, arc hyoïde gauche et rayons branchiostèges en vue latérale (MNHNP HDJ-73-86) ; 10, *Berybolcensis leptacanthus* (Agassiz), arc hyoïde droit et rayons branchiostèges en vue latérale (BMNH P 3936 a).

L. Sorbini (1977) considère ces deux genres comme des formes généralisées situées à la base des Béryciformes *sensu lato* (comprenant même les Polymixiidae) en se fondant sur des caractères qu'il considère comme primitifs (nombre élevé de vertèbres, os du crâne peu ornementés, présence d'écailles cycloïdes sur toute la surface de l'opercule, écailles cycloïdes... (p. 177 et 201). Or, ces deux genres possèdent toutes les synapomorphies nécessaires pour être intégrés dans les Holocentridae vrais. Il paraît plus logique de les considérer comme des Holocentridae spécialisés chez lesquels se seraient manifestées des tendances à l'augmentation du nombre de vertèbres et d'épines dorsales, à la réapparition des écailles cycloïdes qui tendraient, en outre, chez *Tenuicentrum* à recouvrir l'opercule. Par ailleurs, *Berybolcensis* aurait perdu secondairement l'alternance de ses épines dorsales.

Pour L. Sorbini (1977 : 213), *Eoholocentrum*, qui possède des caractères utilisés pour distinguer les deux sous-familles d'Holocentridae (Holocentrinae et Myripristinae), peut être considéré comme une forme composite, ancêtre des deux sous-familles. Or, comme l'a démontré S. Zehren (1979 : 250), ces deux sous-familles ont en commun plusieurs synapomorphies que ne possèdent pas les Holocentridae tant crétacés que tertiaires :

1. La présence d'une crête transverse sur la surface dorsale du supraoccipital.

2. La partie distale du processus transverse des os pelviens développée en aile ou en une plaque distincte.

3. Le développement d'un processus en crochet sur le radial extrême de la nageoire pelvienne.

4. La présence d'une pénultième épine anale très développée.

5. Les épines neurales et hémales des 4e et 5e vertèbres préurales présentant une région distale élargie.

Nous avons vu que le caractère 4 est considéré comme primitif pour l'ensemble des Holocentridae. Même si l'on ne tient pas compte des caractères 2 et 3 qui n'ont pas pu être observés chez les formes fossiles, mais dont l'absence n'a pas pu être établie, les caractères 1 et 5 représentent néanmoins des synapomorphies regroupant exclusivement les formes actuelles, et que ne possède pas *Eoholocentrum*. L. Sorbini considère en outre que le genre *Eoholocentrum* doit être situé à la base de la lignée des Holocentrinae dont il possède les caractères spécialisés, en particulier un hyomandibulaire à tête double. Or, les différents auteurs qui ont étudié la systématique des Holocentridae s'accordent à placer dans les Myripristinae le genre *Ostichthys* dont l'hyomandibulaire possède une double tête articulaire. Par contre, *Adioryx*, placé dans les Holocentrinae par S. Zehren (1979 : 179), présente un hyomandibulaire dont le dédoublement de la tête ne semble pas aussi net que celui observé chez les autres genres de la même sous-famille. Ce caractère ne semble donc pas avoir l'importance systématique que lui confère L. Sorbini. Par ailleurs, comme les Myripristinae sont caractérisés — outre la connexion entre la vessie natatoire et le mur latéral de la bulle auditive — par l'absence de dents sur l'ectoptérygoïde et le développement de dents sur le bord latéral externe du dentaire, il n'existe aucune raison valable pour placer *Eoholocentrum* à la base de cette lignée. Par conséquent, comme aucune apomorphie n'a pu être définie chez *Eoholocentrum*, ce genre paraît représenter un type primitif qui s'est individualisé avant la séparation des Holocentridae actuels en deux sous-familles.

II. TRACHICHTHYOIDEA sup-fam. nov.

Les Trachichthyoidea, groupe-frère des Holocentroidea, ont acquis plusieurs caractères inconnus chez ces derniers :

1. Le développement du processus alvéolaire du prémaxillaire qui tend à exclure plus ou moins complètement le maxillaire de la bouche.

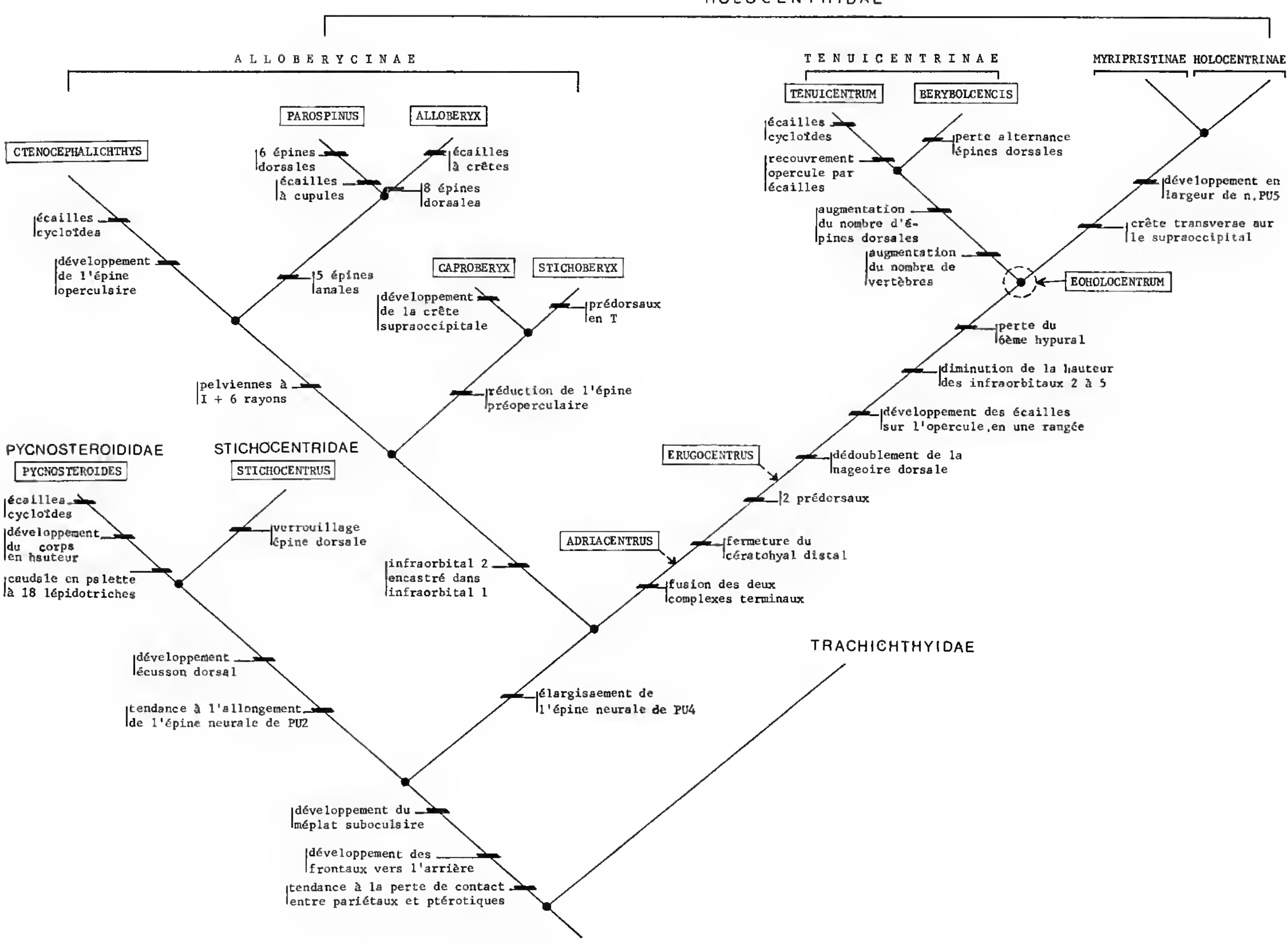


Fig. 11. — Essai de définition des relations phylogénétiques des Holocentroidea.

2. La diminution du nombre d'épines à la nageoire anale. *Plesioberyx*, forme *incertae sedis* placée à la base de la lignée, possède cinq épines anales ; chez *Lissoberyx* on n'en compte que quatre, tandis que les Trachichthyidae actuels n'en possèdent que trois.

3. La tendance au développement de cavités mucipares qui acquièrent des formes différentes selon les sous-familles considérées. On notera cependant que deux autres familles, les Berycidae et les Diretmidae, présentent également de telles cavités mucipares.

4. La tendance à l'ouverture de plus en plus importante du canal mandibulaire. Des simples pores espacés des Lissoberycinae, on passe chez les Trachichthyinae à une gouttière continue sur laquelle ne subsistent que quelques ponts osseux ; corrélativement, le pore postérieur du canal mandibulaire situé au niveau du processus rétroarticulaire, est une large ouverture en V (fig. 12) (chez les Holocentridae, cette ouverture n'était qu'un pore rond relativement petit, fig. 13).

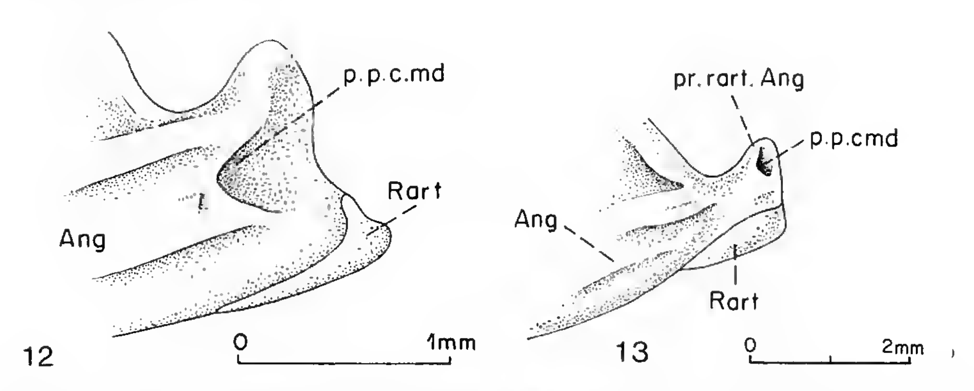


Fig. 12-13. — 12, *Stichopteryx lewisi* (Davis), partie postérieure de la mandibule gauche en vue latérale (MNHNP HDJ-73-96) ; 13, *Berybolcencis leptacanthus* (Agassiz), partie postérieure de la mandibule gauche en vue latérale (BMNH P 3936 b).

5. La tendance au développement des dents sur le bord latéro-externe de la mandibule au niveau de la symphyse ; celles-ci sont absolument identiques à celles qui recouvrent le processus alvéolaire du dentaire ou celui du prémaxillaire. Chez *Myripristis* (Holocentridae), des dents se développent également à ce niveau, mais elles sont plus grosses et plus espacées que celles du processus alvéolaire et ne semblent pas comparables.

6. La tendance à la réduction puis à la disparition des écailles sur l'appareil operculaire : chez *Lissoberyx*, l'opercule est, en effet, entièrement recouvert d'écailles ; chez *Stichopteryx*, il n'en existe que deux ; elles ont complètement disparu chez les Trachichthyidae actuels.

7. La tendance générale à l'augmentation du nombre de vertèbres. Si le nombre de vertèbres (23-24) des Lissoberycinae ne représente pas une apomorphie pour cette lignée, on constate cependant que les Trachichthyinae crétacés en possèdent 25-26 dont 15 postabdominales, tandis que les formes actuelles en comptent (S. Zehren, 1979) 27-28 dont 15-16 postabdominales (à l'exception de *Paratrachichthys* qui possède 13 + 14 vertèbres).

8. La régression du méplat suboculaire qui peut être porté chez les Lissoberycinae par les infraorbitaux 2, 3 et 4 (ce qui correspond au caractère ancestral), tandis qu'il semble dépendre seulement du 3e infraorbital chez les Trachichthyinae.

9. La tendance à la perte de l'alternance des épines dorsales, dont le nombre par ailleurs, tend à se réduire.

10. La diminution du nombre de lépidotriches pelviens (6 seulement).

11. Le développement d'une large fosse supratemporale, inconnue chez les Holocentridae.

12. La transformation du ptérotique. M. Gayet (1979 : 324) a montré qu'à partir du stade ancestral connu chez *Stichopteryx* avec passage pour le canal sensoriel préoperculaire en U franchement ouvert et une gouttière régulièrement ouverte, la tendance est à l'agrandissement de cette ouverture préoperculaire et l'élargissement de la gouttière qui se prolonge par les cavités mucipares.

En conclusion, à partir du stock ancestral des Acanthoptérygiens, les Trachichthyidae se séparent des Holocentridae par les caractères spécialisés suivants :

— développement des cavités mucipares,
— développement d'une large fosse temporale,
— développement du processus alvéolaire du prémaxillaire,
— « ouverture » du canal sensoriel préoperculaire du ptérotique,
— diminution du nombre de lépidotriches pelviens,
— développement des dents sur le rebord externe de la symphyse mandibulaire,
— ouverture en V du pore postérieur rétroarticulaire du canal mandibulaire.

Le problème des relations phylogénétiques des Caproidae a déjà été évoqué (M. Gayet, 1980*d*) lors de la découverte de *Microcapros* dans le Cénomanien de Hadjula (Liban). Il semble que cette famille puisse être reliée aux Trachichthyidae. Cependant, faute d'indications suffisantes sur les Caproidae fossiles, cette hypothèse ne peut pas être valablement testée.

Au sein des Trachichthyidae, deux lignées vont donc se différencier : les Lissoberycinae et les Trachichthyinae. Les Lissoberycinae présentent des synapomorphies inconnues chez les Trachichthyinae :

— disparition des dents vomériennes,
— disparition de l'orbitosphénoïde,
— réduction de la partie postérieure du mur latéral externe de la gouttière du canal sensoriel du ptérotique, dont il subsiste cependant un petit processus postérieur en crochet, séparant le pore d'entrée du canal sensoriel de l'orifice de la branche préoperculaire (M. Gayet, 1979, fig. 8 et 9),
— développement réduit du processus alvéolaire du prémaxillaire qui n'atteint jamais l'extrémité postérieure du maxillaire et n'exclut pas ce dernier de la bouche.

Stichopteryx va ensuite se séparer de *Lissoberyx* + *Libanoberyx* par la diminution de la hauteur des infraorbitaux et le développement de la crête supraoccipitale en avant du bourrelet antérieur.

Lissoberyx et *Libanoberyx* présentent, quant à eux, une diminution importante du nombre d'épines aux nageoires dorsale et anale et le développement de plusieurs épines operculaires. *Lissoberyx* et *Libanoberyx* se séparent par le développement du méplat suboculaire, confiné au 3e infraorbital pour le premier genre, et développé le long des 2e et 3e pour le second.

Les Trachichthyinae se séparent des Lissoberycinae par les synapomorphies suivantes :

1. La réunion des pores d'entrée du canal sensoriel et de sortie de la branche sensorielle préoperculaire et développement de la partie latérale externe du sphénotique au-dessus du canal sensoriel infraorbitaire (formant un pont au-dessus de ce canal).

2. La disparition totale des écailles sur l'opercule.

3. La régression du méplat suboculaire qui n'est plus présent que le long du 3e infraorbital.

4. La régression du premier infraorbital qui ne longe plus le bord ventral du second (la tendance inverse est au contraire très accusée chez les Lissoberycinae où le premier infraorbital présente un très fort développement postérieur au-dessous du second infraorbital dont le bord libre est alors extrêmement réduit). Il est intéressant de remarquer à ce sujet, que S. Zehren (1979 : 184) considère cette disposition des deux infraorbitaux comme un caractère spécialisé commun à tous les Berycidae et inconnu chez les autres Béryciformes actuels.

5. La tendance au dédoublement du 3e infraorbital. Chez les Trachichthyinae actuels, ce 3e infraorbital présente une forme particulière, son bord inférieur étant toujours profondément échancré, ce qui le fait apparaître double. Or, la représentation donnée par C. Patterson (1964, fig. 58) de la série infraorbitaire d'*Hoplopteryx simus*, montre un 3e infraorbital dont la surface présente deux crêtes correspondant aux deux épaississements osseux observés chez les Trachichthyinae actuels (fig. 14).

6. La tendance à la disparition des dents sur l'ectoptérygoïde. Cette disparition n'est toutefois pas totale puisque S. Zehren (1979 : 125) signale la présence d'une plaque dentée ectoptérygoïdienne chez *Paratrachichthys*.

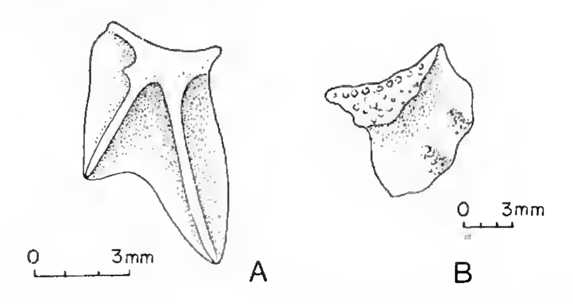


Fig. 14. — Troisième infraorbital : A, *Hoplostetus mediterraneus* (coll. pers.) ; B, *Hoplopterys simus* Woodward (d'après C. Patterson, 1964, fig. 58).

7. La disparition de l'antorbital (peut-être réalisée indépendamment chez *Libanoberyx* et chez *Lissoberyx* où cet os n'a pu être décelé). Cependant, étant donné la présence d'un antorbital chez *Stichopteryx*, il semble préférable de ne considérer cette apomorphie comme effective qu'au niveau des Trachichthyinae.

8. La tendance, pleinement réalisée chez les Trachichthyinae actuels, à la disparition d'un prédorsal (*Acrogaster* et *Gnathoberyx* en possèdent encore trois ; notons cependant qu'*Hoplopteryx* semble n'en posséder que deux).

9. La tendance au développement du processus alvéolaire du prémaxillaire. Chez les formes fossiles *Acrogaster* et *Hoplopteryx*, le bord inférieur du maxillaire remonte par rapport à l'axe du processus alvéolaire du prémaxillaire. Chez les formes actuelles, il est par contre légèrement concave vers le bas, mais tout en restant entièrement bordé par le processus alvéolaire du prémaxillaire.

Les Trachichthyinae tertiaires se séparent des formes actuelles, outre le schéma du maxillaire, par le développement en lame de couteau de la crête supraoccipitale, tandis que les Trachichthyinae actuels développent des écussons ventraux, des cavités mucipares selon un schéma très particulier signalé par S. Zehren (1979 : 122) et perdent le supramaxillaire antérieur. Enfin, la fusion des plaques pharyngiennes 3 et 4 observée par D. E. Rosen (1973 : 470) n'a pas pu être étudiée chez les formes fossiles, et reste, faute peut-être de connaissances, une synapomorphie des formes actuelles.

Problèmes relatifs à *Tubantia*

Le genre *Tubantia* Patterson, connu par une seule espèce *T. cataphractus* (Von den Marck), provient du Sénonien supérieur de Bauberg et de Sedenhorf en Westphalie. L'anatomie crânienne de ce genre est assez mal connue et la recherche de ses relations phylogénétiques avec les autres Trachichthyidae peut être erronée. Cependant, *Tubantia* possède avec les Trachichthyidae les synapomorphies suivantes :

— six lépidotriches pelviens,

— le pore postérieur du canal mandibulaire largement ouvert en V,

— des cavités mucipares (dont le schéma reste inconnu),

— le développement postérieur du processus alvéolaire du prémaxillaire.

Il partage avec les Trachichthyinae les synapomorphies suivantes :

— le « dédoublement » du 3e infraorbital ; comme chez *Hoplopteryx simus* la surface de cet os présente deux crêtes correspondant aux deux épaississements osseux observés chez les Trachichthyinae actuels,

— le développement moindre du lacrymal sous le second infraorbital, laissant à ce dernier un bord inférieur libre important,

— la disparition des écailles sur l'opercule.

Tubantia partage enfin avec les Trachichthyinae actuels au moins deux synapomorphies (les autres n'ayant pas pu être observées) :

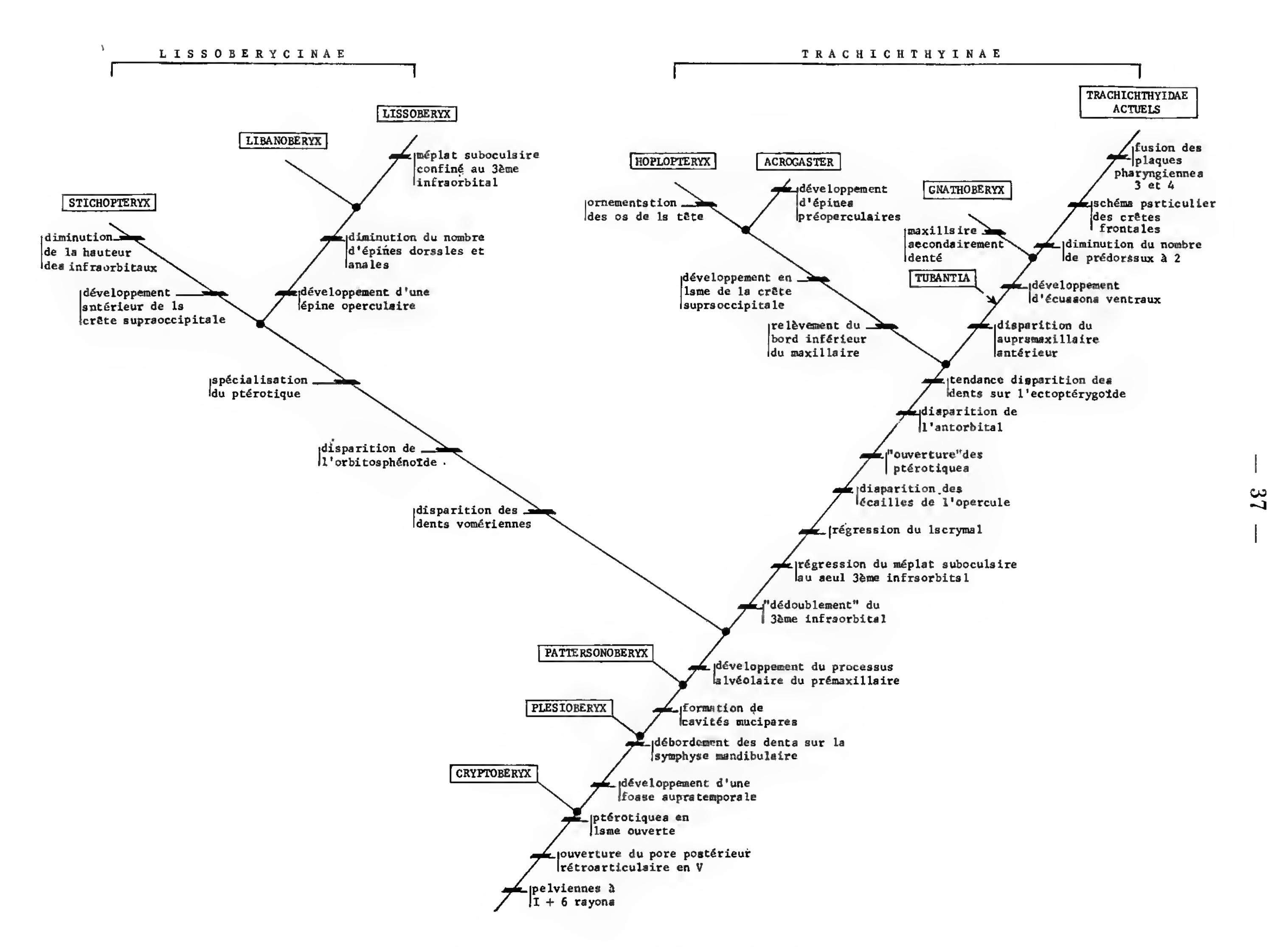


FIG. 15. — Essai de définition des relations phylogénétiques des Trachichthyidae.

— la disparition du supramaxillaire antérieur,

— le développement d'écussons ventraux (observation personnelle sur un individu conservé au Museum of Comparative Zoology à Harvard).

Par ailleurs *Tubantia* ne possède pas les synapomorphies qui relient entre eux les Trachichthyinae sénoniens (le bord inférieur du maxillaire s'abaisse légèrement en arrière du postmaxillaire et la crête supraoccipitale ne se développe pas en lame de couteau). La position de *Tubantia* ne pose donc pas, apparemment, de problème, du moins dans l'état actuel de nos connaissances.

Problème relatif à *Gnathoberyx*

Étudié par C. Patterson en 1967, ce genre, en provenance du Sénonien de Sahel-Alma, est caractérisé par une mâchoire très particulière ; le prémaxillaire, au bord alvéolaire court, et le maxillaire qui fait partie du bord oral présentent tous deux une série de grandes dents pointues qui s'ajoutent, pour le prémaxillaire, à une surface dentée en râpe comme chez les autres Trachichthyidae. C. Patterson estime (p. 87) qu'il y a un léger doute sur la condition primitive de cette mâchoire dont le schéma général rappelle incontestablement les Cténothrissiformes.

La recherche, chez *Gnathoberyx*, de toutes les synapomorphies qui définissent les Trachichthyidae montre que seul le nombre de prédorsaux (trois) sépare ce genre des formes actuelles, compte tenu que le schéma des crêtes frontales bordant les cavités mucipares n'est pas connu, pas plus que la fusion possible entre les plaques pharyngiennes 3 et 4. Il semble par conséquent logique de considérer la mâchoire de *Gnathoberyx* comme spécialisée plutôt que primitive, ce caractère représentant une apomorphie du genre le séparant des Trachichthyidae actuels.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

En conclusion, il apparaît que les Poissons appartenant au clan des Acanthomorpha peuvent être regroupés sur la base de quatre synapomorphies :

— disparition de l'urodermal,

— disparition des plaques dermiques dorsale et ventrale de la nageoire caudale,

— apparition d'une crête supraoccipitale,

— apparition d'épines vraies aux nageoires dorsale et anale.

Les Acanthomorpha vont se diviser en deux super-ordres dont celui des Acanthopterygii caractérisé par :

— l'apparition d'une épine pelvienne.

Le stock ancestral acanthoptérygien possède cinq autres synapomorphies (apparaissant chez d'autres groupes mais toujours de façon occasionnelle) :

— développement plus important de la pénultième épine anale,

— nageoire dorsale dont la partie antérieure comprend un très grand nombre d'épines situées alternativement dans deux plans symétriques par rapport au plan médian,

— perte de la nageoire adipeuse,

— position thoracique constante des nageoires pelviennes,

— morphologie particulière du ptérotique,

— développement de la crête supraoccipitale au contact des épiotiques, en arrière de ceux-ci.

Deux super-familles sont reconnues au sein des Acanthopterygii crétacés : les Holocentroidea nov. et les Trachichthyoidea nov. La première est caractérisée par trois synapomorphies :

— développement du méplat suboculaire le long de tous les infraorbitaux,

— développement vers l'arrière des frontaux, au-dessus de la fosse post-temporale,

— tendance à la séparation des pariétaux et des ptérotiques.

Il s'avère que *Stichocentrus* et *Pycnosteroides* doivent être séparés des Holocentridae puisque ne possédant pas la synapomorphie de cette famille, à savoir l'élargissement des épines neurale et hémale de la 4e vertèbre préurale. Ils sont reliés entre eux par la présence d'un écusson dorsal situé à l'avant de la nageoire dorsale, et que l'on retrouve chez les Chaetodontidae.

Les Holocentridae doivent être séparés en quatre sous-familles : les Alloberycinae nov. comprenant les formes crétacées à l'exception de celles de Yougoslavie, les Tenuicentrinae nov. comprenant les formes du Monte Bolca (et peut-être les genres yougoslaves), les Myripristinae et les Holocentrinae actuelles.

Les Trachichthyidae, probablement reliés aux Caproidae, se séparent des Holocentroidea sur la base de neuf synapomorphies :

— développement des cavités mucipares,

— développement d'une large fosse supratemporale,

— développement du processus alvéolaire du prémaxillaire,

— « ouverture » du canal sensoriel préoperculaire du ptérotique,

— diminution du nombre de lépidotriches pelviens,

— développement des dents sur le rebord externe de la symphyse mandibulaire,

— ouverture en V du pore postérieur rétroarticulaire du canal mandibulaire,

— diminution du nombre d'épines à la nageoire anale,

— diminution et disparition des écailles sur l'opercule.

Plusieurs genres cénomaniens ne possédant pas toutes les synapomorphies des Trachichthyidae sont laissés en position *incertae sedis*.

Les Trachichthyidae vont se séparer en deux sous-familles : les Lissoberycinae qui comprennent les formes cénomaniennes et les Trachichthyinae avec les formes sénoniennes, tertiaires et actuelles.

Abréviations

Ang, angulaire ; axo. dist, axonoste distal ; axo. prox 1, 2, axonoste proximal 1, 2 ; CHy 1, cératohyal distal ; CHy 2, cératohyal proximal ; c.s.o, canal supra-orbitaire ; écus. D, écusson dorsal ; Ep 1-3, épuraux ; ép. 1, 2, épine 1, 2 ; fen. a. h, fenêtre pour l'artère hyoïdienne ; f. pt, fosse post-temporale ; Fr, frontal ; g.a.h, gouttière pour l'artère hyoïdienne ; h.PU 2, 3..., épine hémale de la vertèbre préurale 2, 3... ; Hy 1, 2..., hypural 1, 2... ; Hyp. d, hypohyal dorsal ; Hyp. v, hypohyal ventral ; Na, nasal ; n. PU 2, 3, épine neurale 2, 3... ; Pa, pariétal ; PHy, parahypural ; p.p.c. md, pore postérieur du canal mandibulaire ; pr. rart. Ang., processus rétroarticulaire de l'angulaire ; Pto, ptérotique ; PU 1 + U 1, complexe uro-terminal ; PU 2, 3..., vertèbre préurale, 2, 3... ; Rart, rétroarticulaire ; R. br, rayons branchiostèges ; Socc, supraoccipital ; Spo, sphénotique ; St, supratemporal ; U 2 + Ur (ou U 2), complexe uropseudurostylaire ; Uhy, urohyal ; Un, uroneural.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bardack, D., 1976. — Paracanthopterygian and Acanthopterygian Fishes from the Upper Cretaceous of Kansas. *Fieldiana, Geol.*, **33** (20) : 355-374, 9 fig.

Bertin, L., & C. Arambourg, 1958. — Super Ordre des Téléostéens (Teleostei). *In* : P. P. Grassé éd., Traité de Zoologie. Masson & Cie, Paris, **13** (3) : 2204-2500, fig. 1561-1788.

Gaudant, M., 1968. — Contribution à l'étude de quelques Berycoidei crétacés du Mont Liban. Thèse 3e Cycle, Paris, 1-209 dactyl., 42 fig., 15 pl., 2 tabl.

— 1969. — Sur quelques nouveaux poissons béryсoïdes crétacés du Mont Liban. *Notes Mém. Moyen-Orient*, **10** : 273-284, 9 fig., 3 tabl.

— 1977. — Observations sur l'anatomie des nageoires dorsale et anale de certains Poissons téléostéens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **284** : 2479-2482, 5 fig.

— 1978*a*. — Contribution à la révision des Poissons crétacés du Jbel Tselfat (Rides prérifaines, Maroc). Première partie : Les « Acanthoptérygiens ». *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc*, **39** (272) : 79-124, 21 fig., 4 pl.

— 1978*b*. — Contribution anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne du Portugal. *Comun. servs. geol. Port.*, **43** : 105-149, 25 fig., 3 pl.

— 1979. — Recherches sur les relations phylogénétiques de certains Poissons Eurypterygii du Crétacé de la Mésogée occidentale. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **288** : 1047-1050, 1 tabl.

Gayet, M., 1979. — Sur les ptérotiques de certains Poissons Eurypterygii et leur signification phylogénétique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, sect. C, (4) : 315-327, 13 fig.

— 1980*a*. — Recherches sur l'ichthyofaune cénomanienne des Monts de Judée : Les « Acanthoptérygiens ». *Annls Paléont. (Vert.), Paris*, **66** (2) : 75-128, 20 fig., 5 pl., Paris.

— 1980*b*. — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons cénomaniens du Liban, anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n.s., sér. C, (Sci. Terre), **44** : 1-149, 90 fig., 30 pl.

— 1980*c*. — Relations phylogénétiques des Poissons Eurypterygii non Acanthomorpha. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **2**, sect. C, (4) : 321-337, 1 tabl.

— 1980*d*. — Découverte dans le Crétacé de Hadjula (Liban) du plus ancien Caproidae connu. Étude anatomique et phylogénétique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **2**, sect. C, (3) : 259-269, 2 fig., 1 pl.

— Sous presse. — Étude anatomique et systématique des Acanthopterygii du Sénonien de Sahel-Alma (Liban). *Paleont. Ital.*, **72** (n. ser. **62**) : 98-136, 43 fig., pl. 12-21.

Patterson, C., 1964. — A review of Mesozoic Acanthopterygian Fishes with special references to those of the English Chalk. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, Biol. Sci., ser. B, **247** (739) : 213-482, 103 fig., pl. 2-3.

— 1967. — New cretaceous berycoid fishes from the Lebanon. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geol., **14** (3) : 69-109, 11 fig., 4 pl.

— 1968. — The caudal skeleton in mesozoic acanthopterygian fishes. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geol., **17** (2) : 49-102, 28 fig.

Radovčič, J., 1975. — Some new Upper Cretaceous Teleosts from Yugoslavia with special reference to localities, geology and paleoenvironment. *Palaeont. jugosl.*, Zagreb, **17** : 7-55, 10 fig., 5 pl.

Romer, A. S., 1945. — Vertebrate Paleontology. 2nd Ed., Univ. Chicago Press, Chicago. ix + 687 p., 377 fig.

Rosen, D. E., 1973. — Interrelationships of higher euteleostean fishes. *In* : Interrelationships of fishes (P. H. Greenwood, R. S. Miles and C. Patterson Ed.). *Zool. J. Linn. Soc.*, suppl. no 1, **53** : 397-513, 129 fig.

Rosen, D. E., & C. Patterson, 1969. — The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes. *Bull. Am., Mus. nat. Hist.*, **141** (art. 3) : 362-474, pl. 52-78, 74 fig.

Sorbini, L., 1977. — Contribution à la révision des Béryciformes et de quelques Perciformes primitifs de l'Éocène inférieur de Monte Bolca (Italie). Thèse, Paris, 223 p., 60 fig., 49 pl.

Sorbini, L., & R. Tirapelle, 1974. — Gli Holocentridae di Monte Bolca. I — *Eoholocentrum* Nov. Gen., *Eoholocentrum macrocephalum* (De Blainville) (Pisces-Actinopterygii). *Studi Ric. giacim. terz. Bolca*, Verona, **2** : 204-228, 6 fig., 4 pl., 1 tabl.

Tyler, J.-C., 1970. — The dorsal and anal spine-locking apparatus of surgeon fishes (Acanthuridae). *Proc. Calif. Acad. Sci.*, ser. 4, **38** (21) : 391-410, 9 fig.

Zehren, S., 1979. — The comparative osteology and phylogeny of the Beryciformes. (Pisces : Teleostei). *Evolut. Monogr.*, Chicago, **1** : 1-389, 89 fig., 82 tabl.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section C, nos 1-2 : 43-74.

Étude des genres *Marcuinomys* Lavocat et *Lagopsis* Schlosser (Lagomorpha, Mammalia) du Miocène inférieur et moyen de France. Implications biostratigraphiques et phylogénétiques

par Hugo Bucher

Résumé. — La systématique des genres *Marcuinomys* Croizet et *Lagopsis* Schlosser (Ochotonidés du Miocène européen) est révisée. Le genre *Marcuinomys* ne contient qu'une espèce, *M. roquesi* Lavocat, tandis que quatre espèces sont distinguées dans le genre *Lagopsis* : *L. spiracensis* Baudelot et Crouzel, *L. cadeoti* Viret, *L. penai* Royo et *L. verus* (Hensel). L'évolution rapide de *Marcuinomys* et des premiers *Lagopsis* fournit de précieux repères biostratigraphiques dans le Miocène inférieur français. Des remarques sur la phylogénie permettent de proposer *Titanomys* comme groupe-frère de l'ensemble *Marcuinomys - Lagopsis - Paludotona*, tandis que ce dernier genre est placé comme groupe-frère de la lignée anagénétique *Marcuinomys - Lagopsis*.

Abstract. — The systematics of the genera *Marcuinomys* Croizet and *Lagopsis* Schlosser (European Miocene ochotonids) has been reviewed. The genus *Marcuinomys* contains only one species, *M. roquesi* Lavocat, whereas four species are distinguished within the genus *Lagopsis* : *L. spiracensis* Baudelot et Crouzel, *L. cadeoti* Viret, *L. penai* Royo and *L. verus* (Hensel). The fast evolution of *Marcuinomys* and of the first *Lagopsis* provides valuable biostratigraphical landmarks in the French Lower Miocene. Phylogenetical considerations lead to consider *Titanomys* as the sister-group of the *Marcuinomys - Lagopsis - Paludotona* ensemble, while the latter genus is regarded as the sister-group of the anagenetical phylum *Marcuinomys - Lagopsis*.

H. Bucher, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

Introduction

Depuis les premières études importantes faites par Tobien (1963) sur les Ochotonidés européens, ceux-ci sont classiquement répartis en quatre « groupes ». Le groupe *Piezodus-Prolagus* a récemment été révisé par Tobien (1975) et Lopez Martinez (1974, 1975, 1978). Une importante contribution à la connaissance de ce groupe a été apportée par Ringeade (1971, 1978, 1979), mais celle-ci ne semble pas avoir été prise en compte dans l'essai de phylogénie de Lopez Martinez (1978).

Les groupes « *Amphilagus* » et *Titanomys* ont été révisés par Tobien (1974) et font également partie de l'essai de phylogénie de Lopez Martinez.

Quant au groupe *Marcuinomys-Lagopsis*, il n'a pas encore été étudié dans son ensemble. Le présent article n'a pas pour ambition d'éclairer l'histoire de ce groupe dans tous ses détails, mais plutôt d'apporter quelques précisions d'ordre morphologique, biostratigraphique et phylogénétique.

La plus grande partie du matériel considéré dans cette étude provient principalement d'Aquitaine (fouilles GINSBURG et BULOT) ainsi que de l'Orléanais (fouilles GINSBURG) et est conservée à l'Institut de Paléontologie du Muséum à Paris.

L'autre partie du matériel étudié appartient aux collections du Muséum d'Histoire naturelle de Bâle ainsi qu'à l'Institut catholique de Toulouse.

La terminologie utilisée est celle de LOPEZ MARTINEZ (1974). Les descriptions portent principalement sur les P3 inférieures et supérieures car ces dents sont les plus riches en caractères (fig. 1 et 2).

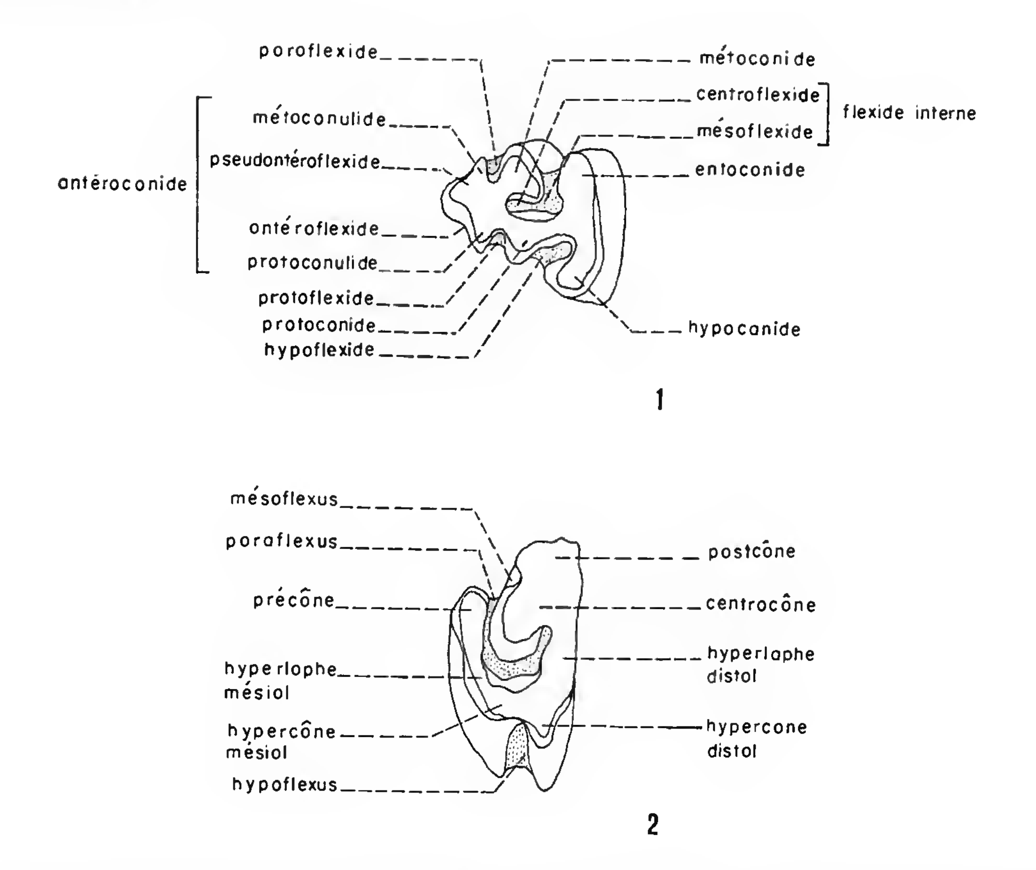


FIG. 1-2. — 1, Terminologie de la P3 inf. (sin.) de *Lagopsis*. 2, Terminologie de la P3 sup. (dext.) de *Lagopsis*. (D'après N. LOPEZ MARTINEZ 1975, fig. 1.)

Nous tenons à remercier vivement M. L. GINSBURG (Institut de Paléontologie, MNHN) qui nous a donné la possibilité de réaliser ce travail.

Nos remerciements vont également à M. S. SEN (Institut de Paléontologie, MNHN) pour tous les conseils qu'il a bien voulu nous apporter, à M. C. BULOT (Saintes et Institut de Paléontologie, MNHN) avec qui nous avons entretenu une fructueuse collaboration, et enfin à M. B. ENGESSER pour un séjour instructif au Naturhistorisches Museum de Bâle.

Les abréviations utilisées sont : BM : Basler Museum, Bâle (Suisse). — ICT : Institut catholique de Toulouse. — Fac. Sc. Paris VI : Laboratoire de paléontologie humaine et de paléontologie des Vertébrés, Université Paris VI, Paris. — MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, Paris. — Univ. C. B. Lyon : Université Claude Bernard, Lyon, Département des Sciences de la Terre.

SYSTÉMATIQUE ET DESCRIPTIONS

La formule dentaire des genres *Marcuinomys* et *Lagopsis* est la suivante :

$$I : \frac{1\text{-}2}{1} \,;\; P : \frac{2\text{-}3\text{-}4}{3\text{-}4} \,;\; M : \frac{1\text{-}2}{1\text{-}2\text{-}3}$$

Les mesures sont données en millimètres. Elles sont prises sur les surfaces occlusales et uniquement sur des spécimens adultes. D'après les dents inférieures définitives, on ne peut distinguer que deux classes d'âge : les très jeunes individus et les adultes. Chez ces derniers, les dents jugales ont la forme d'un fût régulier et droit dont la section est la même pour les différents stades d'usure. En revanche, les mesures des dents jugales supérieures sont moins fiables du fait de la courbure du fût dentaire.

Parmi les caractéristiques importantes de ces deux genres, on peut noter l'absence de racines externes sur les dents jugales supérieures, ainsi que l'absence de racines bifides sur les dents jugales inférieures, alors que ces racines subsistent dans le groupe *Amphilagus* et sont aussi présentes chez les premiers représentants des groupes *Titanomys* et *Piezodus-Prolagus*.

De plus, *Marcuinomys* et *Lagopsis* (ainsi qu'*Amphilagus*) conservent une M_3 monocylindrique qui est absente chez *Prolagus* et chez les derniers *Titanomys*.

La perte des structures archaïques (paraflexus et mésoflexus importants, hypoflexus réduit) sur les dents jugales supérieures est presque achevée chez *Marcuinomys* (paraflexus réduit sur P^4 et M^1, absent sur M^2, hypoflexus important), et l'est complètement chez *Lagopsis*, alors que ces structures primitives persistent chez *Amphilagus* et chez *Prolagus*.

L'antéroconide de la P_3 se développe et se complique avec le temps suivant un mode particulier au groupe *Marcuinomys-Lagopsis*. Le mésoflexus de la P^3 régresse tout au long de l'évolution du genre *Lagopsis*.

Dans le groupe *Marcuinomys-Lagopsis*, l'augmentation de taille est irrégulière mais elle est remarquable dans le cas de *Lagopsis verus* et de *Paludotona etruria*. *Marcuinomys* et *Lagopsis* ont une taille généralement plus grande que *Prolagus* mais plus petite que *Amphilagus*.

Ordre LAGOMORPHA Brandt, 1885

Famille Ochotonidae Thomas, 1897

Genre **MARCUINOMYS** Croizet, 1839

Espèce-type : *Marcuinomys roquesi* Lavocat, 1951, unique espèce du genre.

Diagnose originale : Lavocat, 1951 : 35.

Diagnose émendée : Morphologie dentaire proche mais plus primitive que celle de *Lagopsis*. Dents jugales supérieures plus brachyodontes que chez *Lagopsis* avec structures archaïques réduites mais persistantes sur P^4 et M^1 (paraflexus réduit, mésoflexus absent, hypoflexus développé). P_3 avec antéroconide mal individualisé, encore soudé au métaconide, sans métaconulide, protoflexide très peu marqué et paraflexide absent. Taille très voisine de *Lagopsis cadeoti* Viret, 1930.

Marcuinomys roquesi Lavocat, 1951

V* 1951. *Marcuinomys roquesi* Lavocat, p. 36, pl. XIX, fig. 5.
●V 1963. *Marcuinomys roquesi* Lavocat, 1951. Tobien, p. 25, fig. 10 b et p. 26, fig. 11 e.

Remarques : Dans son manuscrit de 1839, Croizet ne donne que le nom de genre *Marcuinomys* et sans diagnose. La paternité de *Marcuinomys roquesi* revient donc à Lavocat. Celui-ci n'ayant désigné qu'une série-type sans préciser les numéros de catalogue, il ne nous est pas possible d'identifier avec certitude le matériel-type figuré parmi tous les spécimens de la collection Croizet qu'il a étudiés. Nous choisissons donc dans ce matériel un lectotype dont l'appartenance à la série-type de Lavocat semble probable mais non certaine.

Lectotype : LIM 350 MNHN, P^3 sin. (fig. 4).

Paralectotype : MOI 309 BM, P_3 dext. (fig. 5).

Autre matériel : Ancienne collection Croizet, cataloguée de LIM 350 à LIM 371. La série-type de Lavocat est incluse (gisement de Marcoin) (MNHN). — Collection du Muséum de Bâle, pièces cataloguées MOI 275, MOI 309, MOI 235 etc. (gisement de Marcoin).

Localité-type : Marcoin, près Volvic, Auvergne.

Niveau-type : Marnes et sables verdâtres du Puy de Marcoin, près Volvic (Auvergne). Agénien, MN 2a, niveau plus récent que Montaigu-le-Blin.

Diagnose émendée : Celle du genre.

Description et comparaisons

Le matériel étudié provient de Marcoin (Allier) et appartient aux collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum de Paris ainsi qu'aux collections du Muséum de Bâle. Ringeade, 1978, signale *Marcuinomys* sp. à Balizac et la Brète mais ne donne aucune figure de ce matériel.

La P_3 de *Marcuinomys* diffère très nettement de celle de *Titanomys*, également présent à Marcoin. Elle est caractérisée par la présence d'un antéroconide. Celui-ci est complètement accolé au lophe antérieur de la dent. Toutefois, sur la face vestibulaire de celui-ci, on observe un protoflexide, mais peu marqué. La face linguale, elle, ne montre aucun paraflexide.

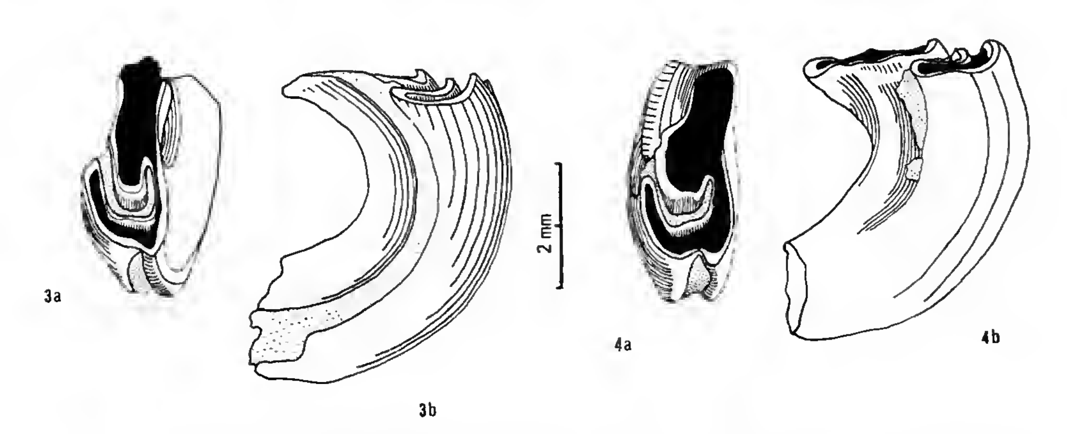


Fig. 3-4. — *Marcuinomys roquesi* Lavocat, Marcoin. 3, P^3 dext., LIM 552 MNHN : a, vue occlusale (inversée) ; b, vue antérieure (inversée). 4, lectotype, P^3 sin., LIM 350 MNHN : a, vue occlusale ; b, vue antérieure.

Une autre différence est l'augmentation du centroflexide vers l'avant de la dent. Chez *Titanomys*, celui-ci a la forme d'un L recourbé vers l'arrière de la surface occlusale, alors que chez *Marcuinomys*, il se présente comme un T, la barre du T étant dans l'axe antéro-postérieur de la dent (fig. 5 et 7).

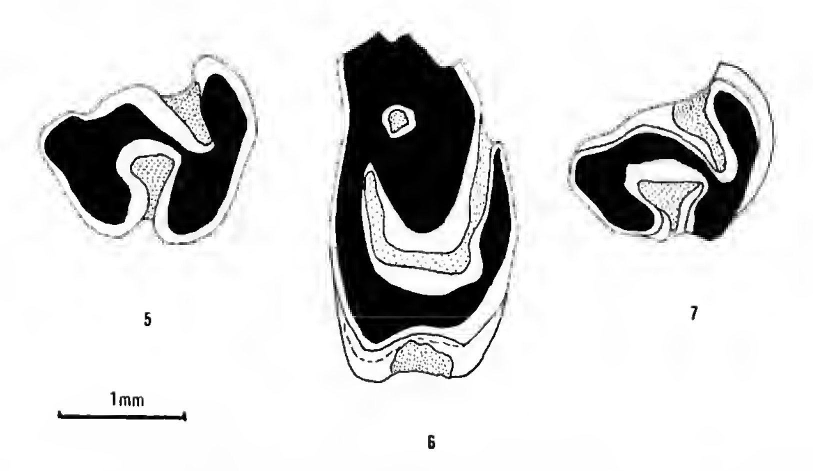


Fig. 5-7. — *Marcuinomys roquesi* Lavocat, Marcoin : 5, paralectotype, P_3 dext., MOI 309 BM ; vue occlusale ; 6, P^3 dext., MOI 275 BM ; vue occlusale ; 7, P_3 dext., MOI 235 BM ; vue occlusale.

L'absence de racines indique déjà une hypsodontie totale.

La P^3 montre une courbure prononcée. Elle ne possède aucune racine externe comme chez certains *Titanomys* (fig. 3b et 4b).

La surface occlusale ne montre qu'une très légère dépression à l'emplacement du mésoflexus (fig. 3a et 4a).

Certains échantillons possèdent un petit îlot d'émail, probablement une relique d'un ancien mésoflexus plus important (fig. 6). La régression du mésoflexus est un caractère que partagent *Marcuinomys* et *Lagopsis*. En revanche il persiste chez *Titanomys*, *Amphilagus*, *Piezodus* et *Prolagus*.

Chez *Marcuinomys*, la branche postérieure du V formé par le paraflexus est plus courte que la branche antérieure ; tandis que pour *Titanomys*, c'est la branche postérieure qui est la plus longue et la branche antérieure la plus courte. Cette particularité du paraflexus de la P^3 de *Marcuinomys* ne se retrouve que chez *Lagopsis* et définit ainsi un autre caractère propre à ces deux genres.

Genre **LAGOPSIS** Schlosser, 1884

Espèce-type : *Lagopsis verus* (Hensel, 1856).

Autres espèces : *Lagopsis spiracensis* Baudelot et Crouzel, 1974, *Lagopsis cadeoti* Viret, 1930. *Lagopsis penai* Royo, 1928.

Diagnose émendée : Ochotonidé de taille intermédiaire entre *Amphilagus* et *Prolagus*. Courbure et torsion des dents jugales supérieures plus fortes que chez *Prolagus*, avec perte des structures archaïques (régression puis perte des mésoflexus et paraflexus, extension de l'hypoflexus). P^3 trapézoïdale. Hypoflexus très développé et cément parfois présent sur la face vestibulaire de P^4, M^1 et M^2. Dents jugales supérieures plus hypsodontes que chez *Marcuinomys*. Dents jugales inférieures complètement hypsodontes. P_3 trilobée, plus longue que chez *Marcuinomys*, avec antéroconide bien individualisé mais jamais isolé comme chez *Prolagus*. Persistance d'une M_3 unilobée.

Lagopsis spiracensis Baudelot et Crouzel, 1974

V* 1974. *Lagopsis penai spiracensis* Baudelot et Crouzel, p. 11, fig. 4.
1978*a*. *Marcuinomys* sp. Ringeade, p. 808, tabl. II.

Lectotype : EC 78, mand. sin. avec P_3, P_4, M_1, M_2 ; coll. Baudelot, ICT (fig. 8) ; Baudelot et Crouzel, 1974, fig. 4a, p. 32.

Paralectotypes : P^3, EC 79 (fig. 9) ; Baudelot et Crouzel (fig. 4b, p. 32). — P^3, EC 80. — P_3, EC 81, EC 82, EC 83. — P_4, EC 84. — Molaires supérieures, EC 85, EC 86, EC 87 (ICT).

Localité-type : « Espira I », St. Espira du Conflent (Pyrénées orientales).

Niveau-type : Sables à lentilles marneuses du petit bassin de Prades ; base de l'Orléanien (base MN 3a).

Autres gisements : Balizac et La Brète (coll. Ringeade, Univ. Bordeaux), Laugnac, MN 2b.

Autre matériel : *Laugnac* : P_3 dext., CG 324, BM, (fig. 10) ; Mand. dext. avec P_3 et M_1, LG 947, coll. de Bonis, Fac. Sc. Paris VI (fig. 11).

Diagnose émendée : P_3 avec antéroconide simple, sans protoconulide ni métaconulide, de section pratiquement circulaire, nettement individualisé par un protoflexide et un paraflexide. Mésolophide simple, sans repli antérieur. P^3 avec un degré d'hypsodontie compris entre celui de *Marcuinomys roquesi* et celui de *Lagopsis cadeoti*. Axe du centrocône parallèle au bord distal de la P^3.

Description et comparaisons

Le type de cette espèce provient de St. Espira du Conflent (Pyrénées orientales) (fig. 8). La faune de ce gisement indique qu'il appartient au niveau de Wintershof-West et qu'il est plus ancien qu'Estrepouy (Gers).

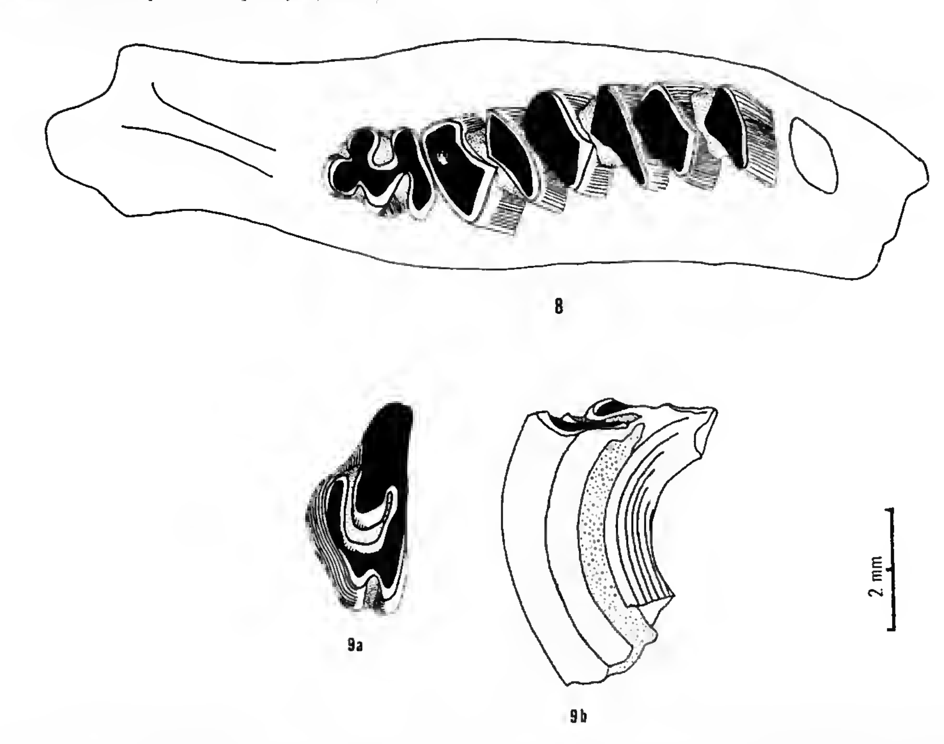


Fig. 8-9. — *Lagopsis spiracensis* (Baudelot et Crouzel), St. Espira. 8, lectotype, mand. dext. avec P_3-M_2, EC 78 ICT ; vue occlusale (inversée). 9, P^3 dext., EC 79 ICT : a, vue occlusale (inversée) ; b, vue antérieure.

Dans les collections du Naturhistorisches Museum, Bâle, se trouve une P_3 (fig. 10) que nous attribuons également à cette espèce. Cette dernière pièce provient de Laugnac. De ce même gisement, nous rapportons à cette espèce une mandibule droite (fig. 11) récoltée par L. de Bonis. Une dizaine de dents jugales y ont été découvertes récemment (Ringeade, 1978*a*).

La P_3 montre déjà beaucoup de caractères en commun avec les formes plus récentes comme *L. cadeoti* et *L. penai*, ce qui explique peut-être que Baudelot et Crouzel (1974)

l'aient considérée comme une sous-espèce de *L. penai*. Néanmoins, ces pièces de Laugnac et de St. Espira ont des caractères qui leur sont propres et qui les distinguent de *L. cadeoti* et de *L. penai*.

Sur la face occlusale, on constate l'apparition d'un paraflexide et l'approfondissement du protoflexide qui est à peine ébauché chez *Marcuinomys*. Paraflexide et protoflexide contiennent tous deux du cément alors qu'il n'y en a pas chez *Marcuinomys*. Le développement de ces deux flexides provoque l'individualisation de l'antéroconide qui présente maintenant une section pratiquement circulaire. La formation du paraflexide tend également à individualiser le métaconide. Le centroflexide est très réduit. Au niveau de la P_3, le « passage » *Marcuinomys-Lagopsis* se fait par complication de la partie antérieure de la dent : apparition du paraflexide et agrandissement du protoflexide.

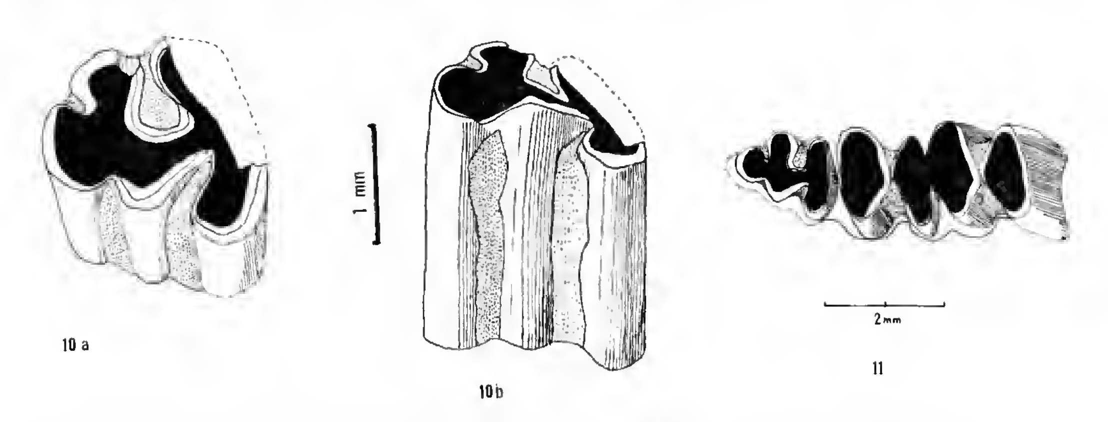


Fig. 10-11. — *Lagopsis spiracensis* (Baudelot et Crouzel), Laugnac. 10, P_3 sin., CG 324 BM : a, vue occlusale ; b, vue vestibulaire. 11, mand. sin. avec P_3-M_1, LG 947 (coll. de Bonis) ; vue occlusale.

La P^3 montre une moindre courbure chez *L. spiracensis* que chez *M. roquesi*. Il y a donc une légère augmentation de l'hypsodontie (fig. 9b).

Le postcône, chez *L. spiracensis*, paraît pour un même stade d'usure plus court et plus compact que chez *M. roquesi*, du fait même d'une moindre courbure de la dent. On constate aussi le développement de l'hypercône mésial, ce qui fait apparaître l'hypoflexus comme plus profond (fig. 9a).

Le paraflexus et l'hypoflexus contiennent tous les deux du cément.

Lagopsis cadeoti Viret, 1930

* 1930. *Lagopsis cadeoti* Viret *in* Roman et Viret, p. 590, fig. 6A, 6B, 6C, 6D, 6E.
• 1934. *Lagopsis cadeoti* Viret, 1930 : Roman et Viret, p. 589-590, fig. 6A, B, C, D.
1963. *Lagopsis penai* Royo, 1928 : Tobien, p. 26, fig. 11c et 11d.
part 1967. *Lagopsis penai* Royo, 1928 : De Bruijn et Van Meurs, p. 119, fig. 4a.
part 1971. *Lagopsis penai* Royo, 1928 : Janvier, p. 315, fig. 2A, B, C, Db.

Lectotype : FSL 4670 Univ. C.B. Lyon, Mand. dextr. avec P_4-M_3 (fig. 12, Roman et Viret, 1930 : 590, fig. 6B, et Roman et Viret, 1934, pl. II, fig. 17).

Cotype : GER 161 MNHN, P_3 sin. (fig. 13).

Syntypes : Estrepouy, P^3, GER 150 à 157 ; GER 170 à 180 ; GER 203 à 209. — P_3, GER 158 à 169 ; GER 181 à 186.

Autre matériel : *Estrepouy* : P^4, M^1 et M^2, GER 187 à 202 ; GER 210 à 229 (fouilles Ginsburg, MNHN).

Localité-type : Estrepouy (Gers).

Niveau-type : Sables calcaires d'Estrepouy (cf. Roman et Viret, 1930 : 577). Orléanien inférieur, MN 3a.

Autres gisements : Dénezé-La Brosse, MN 3 (Maine-et-Loire). Artenay, MN 4 (Loiret).

Autre matériel : *Dénezé-La Brosse* : P_3, Fs 2889, Fs 2455 ; P^3, Fs 2241, Fs 2328, Fs 2454, Fs 2250 ; M. sup., Fs 2327, Fs 2241. *Artenay* : P_3, AR 6211 (*L.* cf. *cadeoti*), (fig. 16).

Diagnose originale : Roman et Viret, 1930 : 589-590.

Diagnose émendée : Taille comprise entre *L. spiracensis* et *L. penai*. P_3 comprenant un antéroconide bien individualisé car le protoflexide et le paraflexide sont bien marqués. Le développement du protoconide et du métaconide, l'absence ou la faible amplitude de l'antéroflexide confèrent à l'antéroconide une section elliptique dont le plus grand diamètre est tranversal. Degré d'hypsodontie des dents jugales supérieures compris entre celui de *L. spiracensis* et celui de *L. penai.*

Description et comparaisons

Parmi les gisements français, cette espèce est fréquente à Estrepouy, qui en est la localité-type (fig. 12), et subsiste jusqu'à Artenay où en a été récolté un unique exemplaire (fig. 16).

L. cadeoti est également présent à Dénezé-La Brosse (Maine-et-Loire) (Ginsburg et Janvier, 1970). La faune de ce dernier gisement, bien que légèrement remaniée par la mer des faluns, semble se rapporter au niveau de Wintershof-West (MN 3).

L'antéroconide de la P_3 est aplati dans le sens lingualo-vestibulaire et porte un antéroconulide et un métaconulide. Sur la face antérieure de cet antéroconide, il y a une ébauche d'antéroflexide. Ce dernier contient du cément chez le spécimen d'Artenay alors qu'il n'y en a pas chez ceux d'Estrepouy.

Sur tous les spécimens, l'antéroconide s'inscrit dans une ellipse alors que chez *L. penai* celui-ci s'inscrit dans un triangle. C'est une des raisons qui font que nous ne plaçons pas *L. cadeoti* en synonymie avec *L. penai* (cf. Mein, 1958).

A Estrepouy, 25 % des spécimens montrent un paraflexide approfondi, rejoignant le centroflexide, isolant ainsi le métaconide qui prend alors la forme d'un îlot (fig. 13 et 14).

La P^3 montre une hypsodontie plus forte que chez *L. spiracensis* car sa courbure est plus faible que chez cette dernière espèce. A Estrepouy, 16 % des P^3 ne possèdent pas de mésoflexus (type A), 33 % montrent un léger mésoflexus (type B), 23 % ont un îlot d'émail qui subsiste entre postcône et le centrocône (ce qui nous semble être un résidu d'un mésoflexus important) (type C), et 28 % sont caractérisés par un mésoflexus bien développé ce qui différencie nettement le centrocône du postcône (type D) (voir fig. 23). L'axe longitudinal du centrocône fait avec le côté distal de la dent un angle de 25 à 30°, alors que pour *Marcuinomys* et *L. spiracensis*, celui-ci est presque parallèle. Ceci peut avoir pour conséquence l'augmentation de la taille de l'hypercône distal. Ce « basculement » de l'axe du

centrocône s'accompagne d'un allongement de l'hyperlophe mésial dont le précône se rapproche du mésoflexus (fig. 15 et 16).

Entre *L. spiracensis* et *L. cadeoti*, il y a accroissement de la taille et de l'hypsodontie.

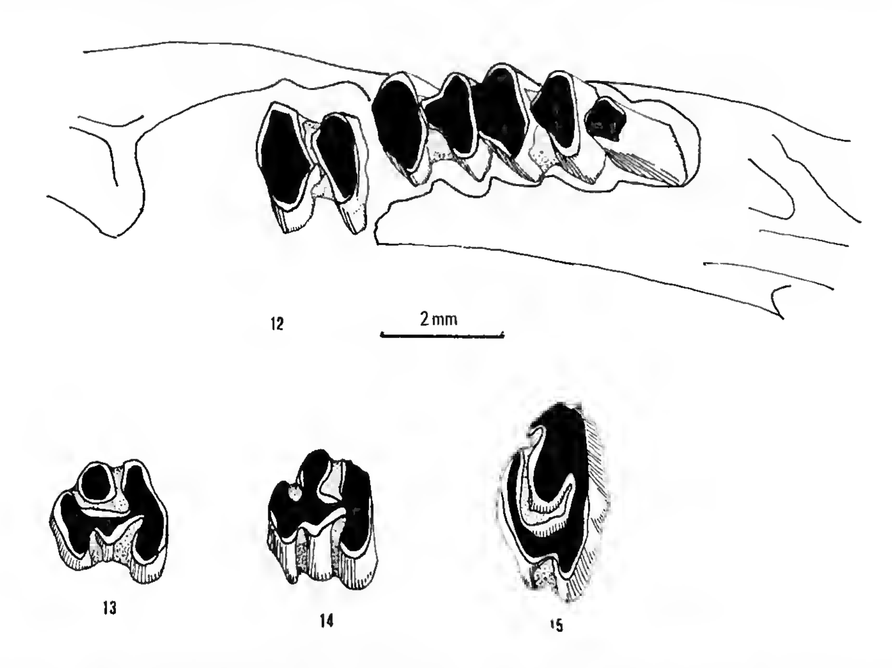


FIG. 12-15. — *Lagopsis cadeoti* Roman et Viret, Estrepouy. 12, lectotype, mand. dext. avec P_4-M_3, FSL 4670 Univ. C.B. Lyon ; vue occlusale (inversée). 13, cotype, P_3 sin., GER 161 MNHN ; vue occlusale. 14, P_3 sin., GER 167 MNHN ; vue occlusale. 15, P^3 dext., GER 156 MNHN ; vue occlusale (inversée).

Si dans quelques très rares cas, la morphologie de la P_3 peut sembler proche de celle de *L. penai*, des caractères autres que dentaires permettent de différencier *L. cadeoti* de *L. penai*.

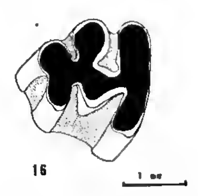


FIG. 16. — *Lagopsis* cf. *cadeoti* Roman et Viret, Artenay, P_3 sin., AR 6211 MNHN ; vue occlusale.

En effet, sur toutes les mandibules observées, le foramen mentale de *L. penai* (voir pl. I a) est à l'aplomb de la M_2, alors que celui de *L. cadeoti* (voir pl. II, fig. 17, VIRET et ROMAN, 1934) se place à l'aplomb de la M_1.

De plus, sur la base de la face externe de la branche montante de *L. cadeoti* existe une crête nettement marquée qui suit parallèlement le bord antérieur de cette branche. Or, *L. penai* ne possède pas une telle crête.

Une autre différence notable est que le bord antérieur de la base de la face externe de la branche montante est plus saillant chez *L. cadeoti* que chez *L. penai.*

En plus des arguments que nous venons de citer, la plus petite taille de *L. cadeoti* par rapport à *L. penai* confirme l'existence de deux espèces distinctes déjà mises en évidence par les différences morphologiques des surfaces occlusales des P3 inférieures et supérieures. Bien que le maxillaire de *L. cadeoti* ne nous soit pas connu, cette espèce ne nous semble pas devoir être placée en synonymie avec *L. penai* comme cela a été fait par Villalta et Crusafont, 1947, et Mein, 1958.

Lagopsis penai Royo, 1928

* 1928. *Lagopsis penai* Royo, Mémoire explicatif de la carte géologique d'Espagne, n° 560, Inst. géol. Min. Esp., Madrid.
• 1947. *Lagopsis penai* Royo, 1928 : Villalta et Crusafont, p. 371, fig. 1 ; p. 372, fig. 3.
• 1955. *Lagopsis penai* Royo, 1928 : Crusafont, Villalta et Truyols, p. 139, fig. 29 a et b.
• 1958. *Lagopsis* cf. *penai* Royo, 1928 : Mein, p. 60, fig. 81 et 83.
part 1967. *Lagopsis penai* Royo, 1928 : De Bruijn et Van Meurs, p. 119, fig. 4b et (?) 4c.
part 1971. *Lagopsis penai* Royo, 1928 : Janvier, p. 317, fig. 3.

Holotype : Mand., figurée par Royo, 1928, fig. 7a (cf. Villalta et Crusafont, 1947 : 371, fig. 1).

Localité-type : Alcala de Henares.

Niveau-type : Couches de Las Martyres, Prov. Madrid, Espagne. « Burdigalien » (d'après Villalta et Crusafont, 1947).

Autres gisements : Richevoltes, Marsolan, Navère II, Bézian, La Romieu, Artenay, Aérotrain, Chevilly (MN 4) ; Vieux-Collonges, Castelnau d'Arbieu (MN 5).

Autre matériel : *Artenay* : AR 6210, mand. dext. avec P_3, P_4 (brisée), M_1 et M_2 (fig. 17) ; AR 6212 à AR 6216, P_3 ; AR 6217, P^3 ; AR 6218, M^1 ou M^2. — *Aérotrain* : Max., AER 1 avec P^3-M^2; AER 6 et 7 avec P^4-M^2. P^3, AER 2 à 5. P^4 ou M^1, AER 6 à 10, AER 12 à 14, AER 24 à 29. M^2, AER 11, AER 30 (?). P_3, AER 15, AER 18 à 22. — *Richevoltes* : P^3, GER 553, GER 564, GER 567 et 568, GER 573. P^4 ou M^1, GER 550. M^2, GER 551 et 552, GER 561. P_3, GER 555 à 557, GER 559 à 560, GER 562 et 563, GER 565. — *Marsolan* : P^2, GER 454 et 463. P^3, GER 453, 455 et 456. P^4 ou M^1, GER 457, 458 et 460. M^2, GER 459. P_3, GER 451 et 452, GER 468 et 469. M^1, GER 461 (?). — *Navère II* : P^3, GER 93, GER 95, GER 102. P^4 ou M^1, GER 94, GER 97, GER 101. — *Bézian* (BEZ = LRM) : Max., LRM 324, LRM 355 avec P^4-M^1. P^3, LRM 329 et 330, LRM 342 à 354, LRM 388 à 414. P^4, M^1 et M^2, LRM 415 à 476. Mand. ou frag. mand., LRM 301 à 303, LRM 320 à 323, LRM 325, LRM 356 à 458, LRM 361 à 364. P_3, LRM 304 à 319, LRM 331 à 341, LRM 365 à 387. P_4, M_1, M_2, LRM 477 à 486. — *Castelnau d'Arbieu* : P^3. CAR 558, 566, 568 à 571, 575. P^4, M_1, CAR 535 et 536, CAR 559, CAR 562, 565, 596 à 615, 617, 618, 620 à 622. M^2. CAR 616, 623. P_3, CAR 552, 578, 580. P_4, M_1, M_2, CAR 581.

Diagnose émendée : *Lagopsis* de taille intermédiaire entre *L. cadeoti* et *L. verus*. P_3 avec antéroconide s'inscrivant dans un triangle toujours bien individualisé par le protoflexide et le paraflexide ; antéroflexide et pseudantéroflexide souvent présents. Métaconide également bien démarqué par le développement du centroflexide vers l'avant de la dent. P^3 avec mésoflexide très réduit ou absent. Degré d'hypsodontie des dents jugales supérieures plus fort que chez *L. cadeoti*.

Description et comparaisons

Le matériel étudié provient des gisements suivants : Artenay, Bézian, Marsolan, gisement de l'aérotrain, Castelnau d'Arbieu.

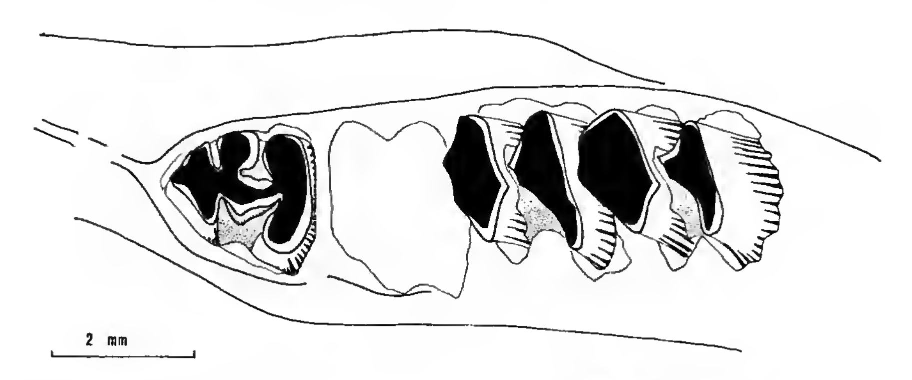


Fig. 17. — *Lagopsis penai* (Royo), Artenay, mand. dext. avec P_3, M_1-M_2, AR 6210 MNHN ; vue occlusale (inversée).

Dès le gisement d'Artenay, la P_3 montre une extension de l'antéroconide dans le sens longitudinal de la dent, celui-ci s'inserivant maintenant dans un triangle (fig. 17). L'antéroflexide, contenant parfois du cément, se retrouve sur la face antérolinguale de l'antéroconide.

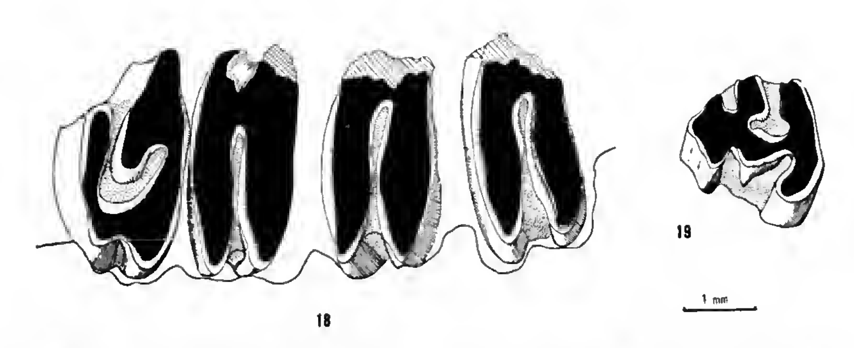


Fig. 18-19. — *Lagopsis penai* (Royo), Aérotrain. 18, Max. sin ; avec P^3-M^2, AER 1 MNHN ; vue occlusale. 19, P_3 sin., AER 15 MNHN ; vue occlusale.

Dans la population de Bézian, l'antéroflexide est plus grand, ce qui provoque un évidement de l'antéroconide sur sa face antérolinguale. Dans un peu moins de la moitié des cas, on remarque un pseudantéroflexide sur la face antérovestibulaire de l'antéroconide (fig. 19, 20 et 22).

Le centroflexide est bien développé dans sa partie antérieure, ce qui individualise plus fortement le métaconide (fig. 17, 19, 20, 21 et 22).

On rencontre toujours des spécimens avec un métaconide isolé (8 % chez *L. penai* de Bézian contre 25 % pour *L. cadeoti* d'Estrepouy).

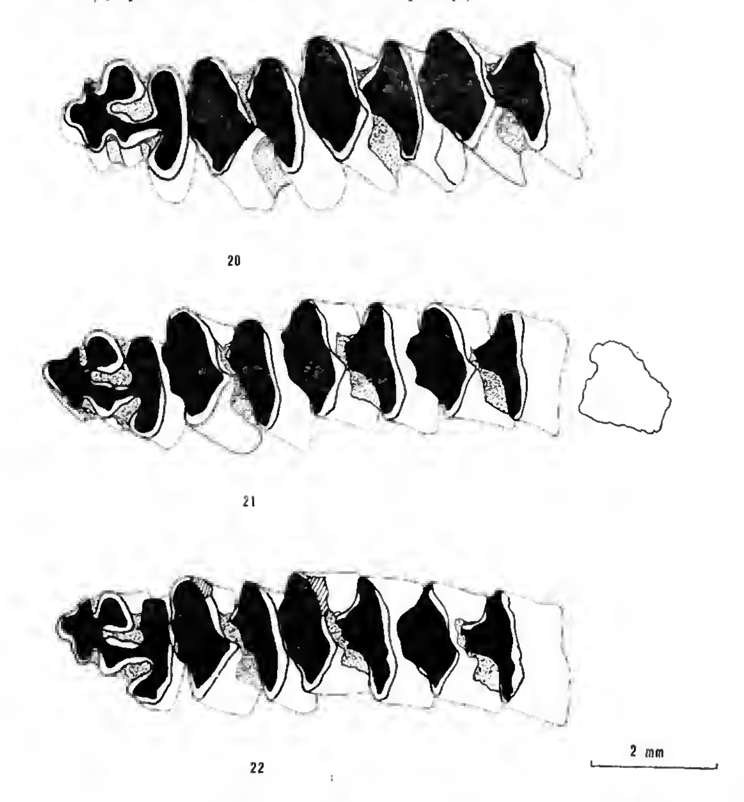


Fig. 20-22. — *Lagopsis penai* (Royo), Bézian, Mand. sin. avec P_3-M_2. 20, LRM 301 MNHN ; vue occlusale. 21, LRM 303 MNHN ; vue occlusale. 22, LRM 302 MNHN ; vue occlusale.

Cette particularité est surtout présente chez les spécimens juvéniles mais subsiste dans de rares cas (4 % de la population de Bézian) chez les spécimens nettement adultes. Ces derniers montrent alors un métaconide isolé sur toute la hauteur de la dent, racine comprise.

Chez les spécimens normaux, le métaconide n'est isolé que lors du stade juvénile. Tous les jeunes spécimens montrent un métaconide en forme de cuspide, très haut par rapport au reste de la surface occlusale. On constate également que seul le lophe postérieur est usé, bien qu'il soit nettement plus bas que le métaconide. L'entoconide possède sur sa face postérieure un large sillon dont la profondeur est limitée, ce qui explique sa rapide disparition au cours de l'ontogenèse.

La P^3 ne présente pas de changements importants comparée à celle de *L. cadeoti*, si ce n'est son hypsodontie qui s'accroît légèrement (fig. 18). A Bézian, 93 % des P^3 sont de

type B et 7 % de type A. Les types C et D n'y ont pas été reconnus. A Castelnau d'Arbieu, 79 % des P^3 sont de type B et 21 % de type A. Les deux autres types n'y ont pas été remarqués (voir fig. 23).

Tableau I. — Mesures (en millimètres).

Localités			N	Longueur Min.	Longueur Max.	Longueur Moy.	Largeur Min.	Largeur Max.	Largeur Moy.
Espira du Conflent	Lagopsis spiracensis	P^3	1	-	-	1,25	-	-	2,00
		P_3	3	1,20	1,55	1,39	1,42	1,30	1,38
		P_3-M_2	1	-	-	6,4	-	-	-
Dénezé la Brosse	Lagopsis cadeoti	P^3	3	1,50	1,58	1,56	2,83	2,50	2,72
		P_3	4	1,50	1,71	1,52	1,58	1,67	1,63
Estrepouy	Lagopsis cadeoti	P^3	23	1,33	1,50	1,45	2,33	2,83	2,52
		P_3	16	1,54	1,92	1,72	1,50	1,92	1,68
Artenay	Lagopsis penai	P_3	4	1,75	1,92	1,84	1,67	1,92	1,81
		P_3-M_2	1	-	-	7,50	-	-	-
Richevoltes	Lagopsis penai	P^3	5	1,36	1,49	1,40	2,70	2,93	2,81
		P_3	6	1,75	1,83	1,80	1,50	1,82	1,69
Bézian	Lagopsis penai	P^3	39	1,25	1,54	1,42	2,67	3,42	2,86
		P_3	49	1,54	2,08	1,83	1,42	2,00	1,80
		P_3-M_2	3	7,25	7,50	7,39	-	-	-
Marsolan	Lagopsis penai	P^3	3	1,32	1,50	1,42	2,87	3,10	3,03
		P_3	4	1,68	1,94	1,85	1,68	1,74	1,70
Castelnau d'Arbieu	Lagopsis penai	P^3	7	1,30	1,68	1,44	2,60	2,95	2,73
		P_3	2	1,67	1,88	1,77	1,67	1,75	1,70

Remarques

Dans les populations de *Lagopsis* des gisements français et suisses, nous avons remarqué une forte régression du mésoflexus de la P^3 (fig. 23). Le phénomène contraire a été mis en évidence par De Bruijn et Van Meurs (1967) dans les gisements espagnols. Ces auteurs constatent que le pourcentage de spécimens montrant un mésoflexus sur la P^3 augmente avec le temps. La présence d'un mésoflexus développé étant considérée comme un caractère plésiomorphe, De Bruijn et Van Meurs nomment « protérogenèse » la résurgence et le développement du mésoflexus vers un état plus primitif chez les *Lagopsis* d'Espagne. La

P^3 des *Lagopsis* ibériques redéveloppe donc ce caractère primitif (réversion), tandis qu'en France et en Suisse on assiste à la perte de ce caractère primitif, ce qui doit être alors considéré comme une apomorphie (fig. 18).

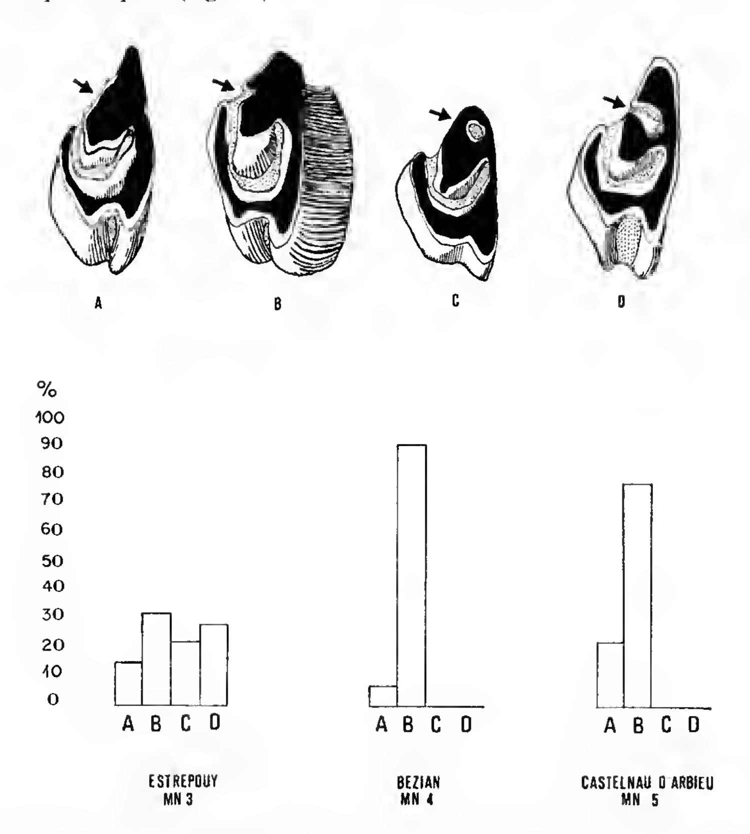


FIG. 23. — Différents morphotypes de P^3 de *Lagopsis* : A, mésoflexus absent ; B, mésoflexus peu développé ; C, mésoflexus réduit à un îlot ; D, mésoflexus développé.
Répartition des pourcentages de ces quatre morphotypes dans une succession chronologique de trois importants gisements du Gers.

Nous avons également constaté une évolution différente, de part et d'autre des Pyrénées, de l'antéroconide de la P_3 de *Lagopsis*. Pour les populations espagnoles, DE BRUIJN et VAN MEURS ont défini trois morphotypes (A, B, C) de P_3 (cf. DE BRUIJN et VAN MEURS, 1967, fig. 4, p. 119). Le tableau II (p. 120) donné par ces auteurs montre que c'est le morphotype A qui domine largement tout au long des sections de Calatayud et Villafeliche. Or, dans les gisements français, les morphotypes A et C de DE BRUIJN et VAN MEURS correspondent tout à fait à *Lagopsis cadeoti* (antéroconide elliptique), tandis que le type B, plus évolué, s'apparente à *L. penai* et à *L. verus* (antéroconide triangulaire). Il semble donc qu'en Espagne ce sont les morphotypes A et C qui dominent, chez *L. penai* et *L. verus*, tandis qu'en France et en Suisse c'est le morphotype B de DE BRUIJN et VAN MEURS qui est prépondérant chez les mêmes espèces.



PLANCHE I

Lagopsis penai (Royo), Bézian, Mand. sin. avec I, P_4-M_2, LRM 320 MNHN (× 2,8) : a, vue vestibulaire ; b, vue linguale.

Il se pourrait donc que nous ayons là un cas de spécialisation allopatrique de part et d'autre des Pyrénées. En effet, *Lagopsis cadeoti* semble être le premier *Lagopsis* à avoir franchi la barrière pyrénéenne vers l'Espagne, en compagnie d'un *Prolagus* de type compris entre *P. vasconiensis* et *P. oeningensis* (cf. De Bruijn et Van Meurs, 1967 : 129), ce qui situe cette migration à la fin de la MN3 ou au début de la MN4, dans la période comprise entre Estrepouy et Artenay. A partir de ce moment, les *Lagopsis* ibériques semblent caractérisés par la conservation et le développement de certains caractères primitifs (hypoflexus de la P^3 et antéroconide elliptique de P_3) alors que leurs congénères d'Outre-Pyrénées voient ces mêmes caractères évoluer de manière nouvelle (perte de l'hypoflexus de la P^3, antéroconide triangulaire de la P_3). Toutefois, l'augmentation de la taille semble suivre le même rythme de chaque côté des Pyrénées.

Comme il ne nous est pas possible actuellement de savoir si les *Lagopsis* nord-pyrénéens ont pu franchir plusieurs fois cette importante barrière, il nous paraît plus prudent de ne pas créer de nouveaux taxons d'ordre subspécifique qui justifieraient une réelle spéciation allopatrique.

Lagopsis verus (Hensel, 1856)

1836. *Lagomys oeningensis* (H. von Meyer).
1856. *Lagomys verus* Hensel (p. 688 et 689, pl. XVI, fig. 12 et 13).
1870. *Titanomys oeningensis* (H. von Meyer).
1884. *Lagomys* (*Lagopsis*) *verus* (Hensel, 1856) : Schlosser, p. 13 et 14, pl. VIII fig. 49 et 49a.
- 1899. *Lagopsis verus* (Hensel, 1856) : Forsyth Major, p. 460-463, pl. 36, fig. 30, 31, 32 ; pl. 37, fig. 14 et 26 ; pl. 39, fig. 22 et 30.
- 1955. *Lagopsis verus* (Hensel, 1856) : Crusafont, Villalta et Truyols, p. 139, fig. 29c.
- 1963. *Lagopsis verus* (Hensel, 1856) : Tobien, p. 25, fig. 10 c et p. 26, fig. 11 a et b.

1967. *Lagopsis verus* (Hensel, 1856) : De Bruijn et Van Meurs, p. 122-125 et p. 126-131.
- 1972. *Lagopsis verus* (Hensel, 1856) : Engesser, p. 309-311, fig. 126 et 127.

Holotype : Mandibule dextre avec P_4-M_3 (Hensel, 1856, pl. XVI, fig. 12 et 13).

Niveau-type : « Bohnerzen der schwäbischen Alp ».

Autres gisements : Les gisements français d'où proviennent les pièces observées sont : Sansan (Gers) (MN 6) et La Grive (Isère) (MN 7), ainsi que les gisements helvétiques suivants : Anwil (canton Bâle-campagne) (MN 8), Vermes 2 (canton Jura) et Schwamendingen (canton Zurich). La présence de *L. verus* à Sansan est un fait nouveau. C'est le plus ancien gisement français où L. *verus* a été reconnu. Il s'agit d'une P^4 ou d'une M^1 droite, identique à celles de La Grive et d'Anwil. Bien qu'il s'agisse d'une pièce isolée, elle peut néanmoins être rapportée avec certitude à *L. verus* (pièce non cataloguée, B.M.).

Diagnose émendée : La plus grande espèce du genre. Antéroconide de P_3 s'inscrivant dans un triangle. Forte variabilité morphologique de l'antéroconide par rapport à *L. penai*. Protoconulide plus développé que chez *L. penai*. Amplitude très variable du paraflexide. P^3 avec hypoflexus et mésoflexus développés. Forte torsion et plus grand degré d'hypsodontie des dents jugales supérieures que chez *L. penai*.

Description et comparaisons

L. verus montre une très nette augmentation de taille par rapport à *L. penai* (fig. 24, 25 et 26). Dans une même population, on constate des variations morphologiques impor-

tantes de la P_3. La fréquence et l'amplitude de ces variations sont plus grandes que dans les diverses populations de *L. penai*. Une autre différence notable est que l'arc mandibulaire est proportionnellement plus fort et plus massif chez *L. verus* que chez *L. penai*. On peut donc supposer que le masséter devient plus puissant ce qui peut être mis en rapport avec un léger changement de la nourriture dû à l'assèchement général qui se produit au cours du Miocène européen. Ceci est confirmé par l'hypsodontie plus forte des dents jugales supérieures de *L. verus*.

Notons également que le foramen mentale se situe à l'aplomb de la M_3 (voir Forsyth Major, 1889, pl. 39, fig. 30 a).

En plus de son augmentation de taille, la P_3 montre des variations morphologiques de la surface occlusale plus importantes que chez les espèces précédentes.

Dans la grande majorité des cas, l'antéroconide, le protoconulide et le métaconulide sont bien marqués et s'inscrivent donc dans un triangle (fig. 24).

Quelques spécimens bien plus rares ne possèdent qu'un métaconulide très faible et même parfois absent. Environ trois quart des pièces présentent un antéroflexide. Celui-ci montre de fortes variations : il peut être à peine ébauché ou très bien développé, ce qui provoque dans ce dernier cas une très nette individualisation du protoconulide.

Le paraflexide est absent chez un quart des pièces environ. Cette proportion est donc bien plus importante dans le cas de *L. verus* que dans celui de *L. penai* qui ne présente que très rarement cette particularité.

Le protoconulide est plus développé que chez *L. penai*, ce qui par conséquent rend le protoflexide plus profond.

Exceptée la différence de taille, les parties médianes et postérieures de la P_3 se présentent de la même manière que chez *L. penai*.

A part l'augmentation de taille et sa plus forte hypsodontie, la P^3 ne présente pas de différences morphologiques notables avec *L. penai*. Les autres dents jugales supérieures sont également plus hypsodontes.

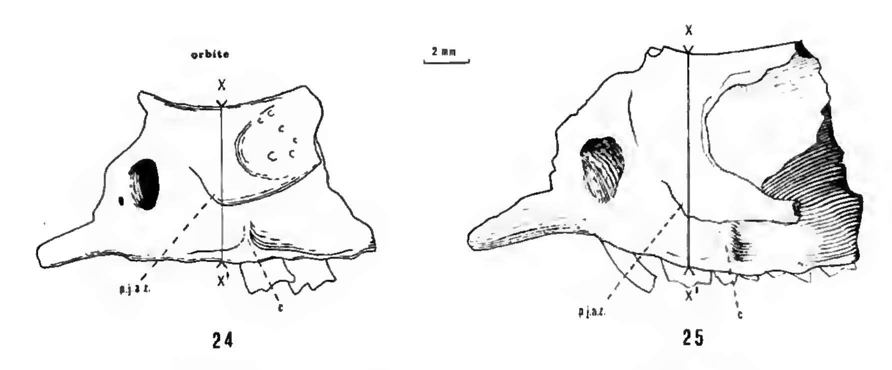


Fig. 24. — *Lagopsis penai* (Royo), Bézian, fragment crânien dext. avec P^4-M^1 ; XX' : distance du bord inférieur de l'orbite à la base du maxillaire ; p.j.a.z. : processus jugal de l'arcade zygomatique ; c : crête ; LRM 355 MNHN ; face externe en vue latérale.

Fig. 25. — *Lagopsis verus* (Hensel), La Grive, fragment crânien sin. avec P_2-M_2 ; XX' : distance du bord inférieur de l'orbite à la base du maxillaire ; p.j.a.z. : processus jugal de l'arcade zygomatique ; c : crête ; FSL 5100 Univ. C.B. Lyon ; face externe en vue latérale (inversée).

Comparaison de fragments crâniens de *Lagopsis penai* et de *L. verus*

Chez *L. verus* (Max. dext., La Grive, FSL 5100, Univ. C.B. Lyon) (fig. 25), on constate que les racines des dents jugales sont situées juste sous le contact des faces internes du lacrymal et du maxillaire, alors que chez *L. penai* (2 max., Bézian, LRM 324 et 355) (fig. 24), les racines se trouvent juste au niveau de la face externe de l'arcade zygomatique, en dessous du bord inférieur de l'orbite.

Ceci est une conséquence de la plus forte hypsodontie de *L. verus*.

Ces fragments crâniens permettent également d'observer d'autres différences morphologiques (voir fig. 24 et 25). La racine de l'arcade zygomatique ainsi que l'arcade elle-même sont proportionnellement plus massives chez *L. verus* que chez *L. penai*.

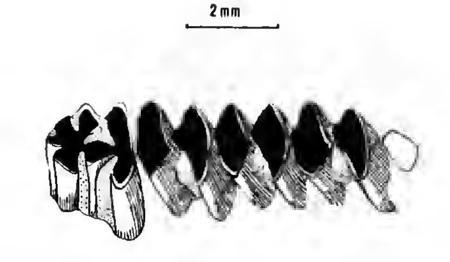


Fig. 26. — *Lagopsis verus* (Hensel), La Grive, Mand. sin. avec P_3-M_2, FSL 5101 Univ. C.B. Lyon ; vue occlusale.

La distance XX' est mesurée à partir du bord inférieur de l'orbite (X) jusqu'à la base du maxillaire à l'emplacement de la P^3 (X'). Chez *L. verus*, la distance XX' est de 9,3 mm tandis que chez *L. penai* celle-ci ne vaut que 6,6 mm.

Le processus jugal de l'arcade zygomatique forme sur sa face ventrale une crête pour l'insertion musculaire du masséter superficiel. Cette crête est proportionnellement plus développée chez *L. verus* que chez *L. penai* (celle-ci l'est encore plus chez *Prolagus*).

Le bord externe du maxillaire, situé juste au-dessus de la surface occlusale des dents, forme un angle de 40° environ au niveau du postcône de la P^3 (en vue palatine). En cela, il suit très exactement le bord vestibulaire de la rangée dentaire. A l'aplomb de cet angle existe une crête verticale sur le maxillaire qui se prolonge jusque sous le processus jugal. Cette crête est absente chez *Prolagus oeningensis* mais est présente chez *Lagopsis* et est encore plus développée dans le cas de *L. verus* que dans celui de *L. penai* (voir fig. 24 et 25).

Le foramen sous-orbitaire de *L. penai* est à l'aplomb de la P^2 tandis que celui de *L. verus* est légèrement plus en avant de cette dent. Chez *L. verus*, la partie postérieure des fosses palatines est étroite et commence en avant de la P^2, alors que chez *L. penai*, celle-ci est plus large et débute à un niveau compris entre la P^2 et la P^3. De plus, la partie palatine du maxillaire de *L. verus* présente une fossette ovale qui s'étend longitudinalement du niveau de la P^3 jusqu'en avant de celui de la P^2.

Chez ces deux espèces, le foramen prémolaire, caractéristique des Ochotonidés, est placé très près de la rangée dentaire, entre la P[2] et la P[3], alors que chez *Prolagus*, celui-ci se trouve entre la P[3] et la P[4].

REMARQUES BIOSTRATIGRAPHIQUES

La zonation utilisée est celle proposée par P. Mein en 1975. Conjointement à la répartition biostratigraphique des genres *Marcuinomys* et *Lagopsis*, nous précisons quels sont les autres Lagomorphes qui leur sont associés dans les différents gisements passés ici en revue. Nous ne donnons pas une liste exhaustive des localités où *Marcuinomys* et *Lagopsis* ont pu être récoltés. Seuls sont cités les gisements dont nous avons observé le matériel, et ceux dont les Lagomorphes ont été décrits par d'autres auteurs avec assez de précision. Ces données sont résumées dans le tableau II.

Tableau II. — Essai de répartition biostratigraphique des Lagomorphes sur quelques gisements français et suisses de l'Agénien, de l'Orléanien et de l'Astaracien.

BASSIN D'AQUITAINE

ZONES (d'après Mein 1975)	TAXONS / GISEMENTS	Amphilagus ulmensis	Prolagus oeningensis	Prolagus vasconiensis	Prolagus praevasconiensis	Lagopsis verus	Lagopsis penai	Lagopsis cadeoti	Lagopsis spiracensis
MN 8									
MN 7									
MN 6	Sansan		+			+			
MN 5 PONTLEVOY	Castelnau d'Arbieu	+	+				+		
MN 4 LA ROMIEU	La Romieu	+	+				+		
	Bézian	+	+				+		
	Navère II		+				+		
	Marsolan			+			+		
	Richevoltes			+			+		
MN 3 WINTERSHOF-WEST	Estrepouy	+		+				+	
	Espira	+		+					+
MN 2 LAUGNAC	Laugnac	+		+					+
	La Brète			+					+
	Balizac				+				+

BASSIN DE LA LOIRE

ZONES (d'après Mein 1975)	TAXONS / GISEMENTS	Amphilagus sp.	Amphilagus ulmensis	Prolagus oeningensis	Prolagus vasconiensis-oeningensis	Prolagus vasconiensis	Lagopsis penai	Lagopsis cadeoti-penai	Lagopsis cadeoti
MN 8 / MN 7 / MN 6									
MN 5 PONTLEVOY	Thenay		+	+					
MN 4 LA ROMIEU	Chevilly			+			+		
	Aérotrain			+			+		
	Artenay	+			+			+	
MN 3 WINTERSHOF-WEST	Dénézé-la-Brosse					+			+
MN 2 LAUGNAC									

AUTRES BASSINS

ZONES (d'après Mein 1975)	TAXONS / GISEMENTS	Titanomys calmaensis	Amphilagus ulmensis	Amphilagus fontanesi	Prolagus oeningensis	Lagopsis verus	Lagopsis penai	Marcuinomys roquesi
MN 8 / MN 7 / MN 6	Anwil			+	+	+		
	La Grive			+	+	+		
MN 5 PONTLEVOY	Vx-Collonges				+		+	
MN 4 LA ROMIEU								
MN 3 WINTERSHOF-WEST								
MN 2 LAUGNAC	Marcoin	+	+					+

MN 2 : localité de référence, Laugnac

Marcoin (**Allier**) : Trois Ochotonidés sont présents à Marcoin, *Titanomys calmaensis* (cf. Lavocat, 1951, et Tobien, 1974), *Marcuinomys roquesi* (cf. Lavocat, 1951, et Tobien, 1963) et *Amphilagus ulmensis* (Tobien, 1974). Marcoin paraît être le site le plus ancien ayant livré *Marcuinomys* : en effet, dans les niveaux immédiatement inférieurs de la MN 2 (Montaigu-le-Blin, Chaveroches), il n'a jamais été signalé. Le Lagomorphe le plus abondant à Marcoin est *Titanomys calmaensis*, qui représente la forme terminale du genre *Titanomys* (cf. Tobien, 1974). *Marcuinomys roquesi* est nettement moins fréquent, quant à *Amphilagus ulmensis*, il n'est représenté que par trois pièces (MOI 260, MOI 261 et MOI 272, BM).

Balizac (**Lot-et-Garonne**) : Ringeade (1978*b*, 1979) décrit un nouveau *Prolagus* à Balizac, *Prolagus praevasconiensis*, et cite également *Marcuinomys* sp. Nos propres observations nous ont conduit à identifier ce dernier à *Lagopsis spiracensis*, ce dont nous avons ensuite eu confirmation par Ringeade (*comm. pers.*, oct. 1980). D'après les chiffres donnés par Ringeade (1978*a*), *Lagopsis spiracensis* ne représente qu'un peu moins de 5 % des Lagomorphes récoltés à Balizac et est donc largement dominé numériquement par *Prolagus praevasconiensis*. Balizac est actuellement la localité la plus ancienne ayant livré le genre *Lagopsis*.

La stratigraphie établie par Ringeade (1978*a*, tabl. II p. 808, et 1978*b*) en Aquitaine montre l'absence de localité possédant l'association *Marcuinomys roquesi-Titanomys calmaensis*, caractéristique de Marcoin (Allier). En effet, le dernier *Titanomys* présent en Aquitaine est le *Titanomys visenoviensis* de Cocumont, dont le degré évolutif est proche de celui de *Titanomys visenoviensis* de Montaigu-le-Blin (Allier).

La localité d'Aquitaine qui fait suite à Cocumont est Balizac (Ringeade, 1978*a* et *b*, 1979). Or, ce dernier gisement montre l'association *Prolagus praevasconiensis* - *Lagopsis spiracensis*, ce qui lui confère un cachet nettement plus récent que Marcoin. Il est donc probable que Marcoin représente un équivalent stratigraphique qui se placerait entre Cocumont et Balizac dans la série d'Aquitaine.

La Brète (**Gers**) : Ringeade (1978*a* et *b*, 1979) décrit à La Brète *Prolagus vasconiensis* qui représente le stade évolutif le plus primitif pour cette espèce. Comme dans le cas de Balizac, le *Marcuinomys* sp. (Ringeade, 1978*a*) s'avère être un *Lagopsis* que nous rapportons à *L. spiracensis*. La position stratigraphique de La Brète a été clairement établie et se situe entre Balizac et Laugnac (cf. Ringeade, 1978*a* et *b*, 1979). *Lagopsis spiracensis* est représenté par un peu plus de 9 % du matériel de Lagomorphes et reste donc numériquement dominé par *Prolagus vasconiensis*.

Laugnac (**Lot-et-Garonne**) : Trois Lagomorphes sont présents à Laugnac : *Prolagus vasconiensis* (Tobien, 1975, et Ringeade, 1978*a* et *b*, 1979), *Amphilagus ulmensis* (Tobien, 1974, et Ringeade, 1978*a*). *Lagopsis* y est cité pour la première fois par Ringeade (1978*a*) qui le rapporte à *L. penai*. Nos propres observations (coll. de Bâle et coll. de Bonis) nous permettent d'attribuer le *Lagopsis* de Laugnac à *L. spiracensis*.

Les chiffres donnés par Ringeade (1978*a*, tabl. II p. 808) montrent que *Lagopsis* représente un peu plus de 26 % des Lagomorphes de Laugnac alors que dans les deux collec-

tions que nous avons observées, *Lagopsis* n'y est représenté que par quelques rares spécimens.

MN 3 : localité-type, Wintershof-West

Espira-du-Conflent (Pyrénées-Orientales) : La faune de ce petit gisement a été décrite par BAUDELOT et CROUZEL (1974) qui situent le niveau d'Espira juste avant celui d'Estrepouy. D'après ces mêmes auteurs, le stade évolutif du *Steneofiber depereti caliodorensis* Ginsburg d'Espira serait voisin de celui de Chitenay (Loir-et-Cher). Malheureusement, comme nous ne connaissons pas de Lagomorphes de Chitenay, nous ne sommes pas en mesure de tenter une corrélation avec le bassin de la Loire. Les Lagomorphes d'Espira sont *Lagopsis spiracensis*, *Prolagus vasconiensis* et *Amphilagus* cf. *ulmensis* grâce auxquels nous pouvons confirmer la position stratigraphique énoncée par BAUDELOT et CROUZEL (1974). En premier lieu, le *Lagopsis spiracensis* d'Espira est très proche de ceux de Balizac, La Brète et Laugnac ; il se différencie nettement par ses caractères plus primitifs du *Lagopsis cadeoti* d'Estrepouy, ce qui atteste un âge certainement plus ancien qu'Estrepouy. En second lieu, malgré le matériel peu abondant, le *Prolagus vasconiensis* d'Espera semble représenter un stade intermédiaire entre les *Prolagus vasconiensis* de Laugnac et d'Estrepouy.

Ces arguments ainsi que ceux avancés par BAUDELOT et CROUZEL (1974) sur l'ensemble de la faune d'Espira font que nous plaçons Espira au début de la MN 3, dans un niveau plus ancien qu'Estrepouy.

Le Lagomorphe d'Espira le plus abondant est *Lagopsis spiracensis* suivi de *Prolagus vasconiensis* et enfin d'*Amphilagus* cf. *ulmensis* qui n'est représenté que par une pièce unique (cf. BAUDELOT et CROUZEL, 1974).

Estrepouy (Gers) : *Lagopsis cadeoti* (cf. ROMAN et VIRET, 1930) et *Prolagus vasconiensis* (cf. LOPEZ MARTINEZ, 1974 ; TOBIEN, 1975 ; RINGEADE, 1978*a* et *b*, 1979) sont fréquents à Estrepouy et y sont à peu près aussi abondants l'un que l'autre. *Amphilagus ulmensis* est rare à Estrepouy (cf. ROMAN et VIRET, 1930, voir *Titanomys* aff. *visenoviensis*, TOBIEN, 1974 ; RINGEADE 1978*a*).

La position stratigraphique d'Estrepouy dans le bassin aquitain a été clairement établie (voir CROUZEL, 1957, et GINSBURG, 1974). GINSBURG (1974) place Chilleurs et Neuville-aux-Bois (Loiret) au même niveau qu'Estrepouy. L'absence de Lagomorphes dans ces deux gisements du bassin de la Loire ne nous permet pas d'établir de relations avec Chilleurs et Neuville qui sont cités ici pour mémoire.

Dénezé-la-Brosse (Maine-et-Loire) : Cette localité étudiée par GINSBURG et JANVIER (1970) montre un très léger mélange de faunes. Nous attribuons les deux Lagomorphes de Dénezé à *Lagopsis cadeoti* et à *Prolagus vasconiensis*, ce pourquoi nous plaçons la faune remaniée de Dénezé dans la MN 3, dans un niveau plus récent qu'Estrepouy.

MN 4 : localité-type, La Romieu.

Richevoltes et Marsolan (Gers) : BAUDELOT et COLLIER (1978) ne citent aucun Lagomorphe dans ces deux gisements. Or, dans le matériel gersois dont nous disposons, *Lagopsis*

penai et *Prolagus vasconiensis* sont représentés dans chacun de ces deux gisements. Nous ne pouvons, d'après le nombre restreint de pièces, différencier nettement les Lagomorphes de ces deux localités. Nous adoptons donc les résultats de BAUDELOT et COLLIER (1974) qui situent Richevoltes juste sous le calcaire de Pellecahus et Marsolan dans la partie inférieure de ce même calcaire.

Navère II (Gers) : Les Lagomorphes présents à Navère II sont *Lagopsis penai* et *Prolagus oeningensis*. A Navère I (BAUDELOT et CROUZEL, 1975 ; BULOT, CROUZEL et DUCASSÉ, 1978), le matériel restreint de Lagomorphes dont nous disposons représente *Prolagus* cf. *vasconiensis* (3 P_3 de type *vasconiensis*, 1 P_3 de type intermédiaire entre *P. vasconiensis* et *P. oeningensis* c'est-à-dire avec un métaconide isolé). Nous ne connaissons pas de *Lagopsis* à Navère I. L'âge plus récent de Navère II par rapport à Navère I est donc ici mis en évidence par *Prolagus* et non par *Lagopsis penai* qui, dès Richevoltes et Marsolan, entre dans une période de relative stabilité morphologique. BULOT *et al.* (1978) rapprochent Navère I d'Artenay (association *Brachyodus onoideus - Gomphotherium angustidens*), ce qui, nous le verrons, sera confirmé par les Lagomorphes. Navère II serait à rapprocher de Pellecahus, plus récent qu'Artenay (cf. GINSBURG, 1974) ; ceci sera également confirmé plus loin par l'étude des Lagomorphes d'Artenay.

Artenay (Loiret) : Le cas des Lagomorphes d'Artenay présente un très grand intérêt, tant phylogénétique que biostratigraphique. Le Lagomorphe prépondérant de cette riche faune est *Prolagus*. Sur 50 P_3, 2 sont de type *vasconiensis*, 39 de type intermédiaire (métaconide isolé) et 9 de type *oeningensis*. Ceci explique que nous ayons pris comme convention de citer (cf. tabl. 1) *P. vasconiensis-oeningensis* à Artenay. Ceci montre en réalité l'aspect transitoire de la population de *Prolagus* d'Artenay. En plus des conséquences phylogénétiques que cela suppose (anagenèse), cette population constitue un repère bio-chronologique très précis.

Le cas du *Lagopsis* d'Artenay paraît également semblable (cf. systématique et description) puisque nous y avons identifié *L. cadeoti* et *L. penai*.

Artenay constitue donc une limite d'âge supérieure à la répartition de *Prolagus vasconiensis* et de *Lagopsis cadeoti* et par conséquent une limite d'âge inférieure pour *Lagopsis penai* et *Prolagus vasconiensis*. Ceci nous permet de rapprocher Navère I d'Artenay, alors que Navère II se situerait dans un niveau plus récent (cf. paragraphe précédent, Navère II).

Dans le bassin de la Loire, la position d'Artenay a été clairement établie (cf. GINSBURG, 1974).

Un troisième Lagomorphe présent à Artenay (cf. GINSBURG, 1974 : 155, voir Ochotonidé indét.) est, d'après nos observations, attribuable à *Amphilagus* sp.

Aérotrain (Loiret) : La position stratigraphique de l'Aérotrain (dans le bassin de la Loire) se situe entre Artenay et Baigneaux-Chevilly (cf. GINSBURG, 1980). Les Lagomorphes de ce gisement sont *Lagopsis penai* et *Prolagus oeningensis*, ce qui confirme l'âge plus récent de cette localité par rapport à Artenay et permet de rapprocher le gisement de l'Aérotrain de Bézian et La Romieu. Ceci est confirmé par l'abondance de *Megacricetodon* qui est le rongeur le mieux représenté à l'Aérotrain et qui est également caractéristique de gisements comme Bézian (cf. BULOT, 1980) et La Romieu (cf. BAUDELOT et COLLIER, 1978).

Lagopsis penai et *Prolagus oeningensis* sont à peu près aussi abondants l'un que l'autre dans le gisement de l'Aérotrain. Aucune P_3 de *Lagopsis* attribuable à *L. cadeoti* n'a été observée. *L. penai* semble entrer dans une phase de stabilité morphologique dans le bassin de la Loire.

En revanche, sur neuf P_3 de *Prolagus*, une est de type *vasconiensis*, une autre de type intermédiaire (métaconide isolé), et sept sont de type *oeningensis*. Ces proportions font que nous attribuons le *Prolagus* de l'Aérotrain à *P. oeningensis*.

Bézian-La Romieu (Gers) : Bulot (1980) a montré par l'étude de *Megacricetodon* l'âge légèrement plus ancien de Bézian par rapport à La Romieu. La relative stabilité morphologique de *Lagopsis penai* ne nous permet pas de différencier le matériel de Bézian de celui de La Romieu.

Prolagus oeningensis est aussi abondant que *Lagopsis penai*. A Bézian, sur soixante-quatre P_3 de *Prolagus oeningensis*, deux sont de type *vasconiensis*, quatorze de type intermédiaire, et quarante-huit de type *oeningensis*.

Ces proportions, comparées à celles du *Prolagus oeningensis* de l'Aérotrain, montrent un pourcentage voisin du morphotype *oeningensis* dans ces deux localités (75 % à Bézian, 77 % à l'Aérotrain). La faible quantité du matériel de l'Aérotrain rend malaisé l'établissement d'une corrélation entre Bézian et l'Aérotrain. Ceci demanderait à être vérifié, par exemple par l'étude des rongeurs qui abondent à l'Aérotrain. Nous plaçons donc, à titre provisoire, Bézian à un niveau voisin de l'Aérotrain. Quant au niveau de La Romieu, Baudelot (1969) a montré qu'il doit être légèrement plus ancien que celui de Vieux-Collonges.

Chevilly (Loiret) : Le peu de matériel dont nous disposons nous permet seulement de citer *Lagopsis penai* et *Prolagus vasconiensis* à Chevilly. La position stratigraphique de cette localité a été définie à l'aide des macromammifères (cf. Ginsburg, 1974) et, faute de matériel, nous nous y conformons.

MN 5 : localité-type, Pontlevoy.

Vieux-Collonges (Rhône) : Mein (1958) cite *Lagopsis penai* et *Prolagus oeningensis* à Vieux-Collonges. D'après ce même auteur, la longueur de la série P_3-M_2 du *Lagopsis penai* de Vieux-Collonges est de 9,4 mm. Or, à Bézian, nous avons pour cette même série une moyenne de 7,50 mm. C'est ici la taille et non la morphologie qui nous permet de différencier le *Lagopsis penai* de Bézian de celui de Vieux-Collonges, plus évolué dans ce dernier gisement.

A Vieux-Collonges, environ 79 % des P_3 de *Prolagus* sont de type *oeningensis* (cf. Mein, 1958), tandis qu'à Bézian ce morphotype représente 75 % de la population. Ces chiffres, significatifs vu la grande quantité de matériel des deux gisements, confèrent à la population de Vieux-Collonges un cachet légèrement plus évolué.

Ces résultats montrent que les Lagomorphes de Vieux-Collonges sont un peu plus évolués que ceux de Bézian, mais ne nous permettent pas de décider s'il faut placer Vieux-Collonges au sommet de la MN 4 ou à la base de la MN 5. C'est donc de manière purement

arbitraire que nous plaçons Vieux-Collonges à la base de la MN 5 (cf. GINSBURG et SEN, 1977). *Prolagus oeningensis* y est un peu plus fréquent que *Lagopsis penai* (cf. MEIN, 1958).

Thenay (Loir-et-Cher) : La faune de mammifères de cette localité, décrite par L. GINSBURG et S. SEN en 1977, comprend deux Lagomorphes : *Amphilagus ulmensis* et *Prolagus vasconiensis-oeningensis*. L'apport de nouveau matériel, notamment en P_3, permet de préciser l'affinité du *Prolagus* de Thenay. Sur huit P_3, quatre sont de type *oeningensis*, trois de type intermédiaire (métaconide isolé) et une de type *vasconiensis*. De plus, les quelques P^3 nouvellement récoltées sont toutes de type *oeningensis* (grand angle entre les faces postérieure et antérieure). Ces nouvelles observations nous incitent donc à attribuer le *Prolagus* de Thenay à *P. oeningensis*, ce qui s'accorde parfaitement avec les conclusions de L. GINSBURG et S. SEN (1977) sur les affinités de la faune de Thenay avec celle de Vieux-Collonges.

Castelnau d'Arbieu (Gers) : Nous regroupons sous cette même dénomination le matériel de Mouné et de Birosse. Nous y avons identifié *Lagopsis penai*, *Prolagus oeningensis* et *Amphilagus ulmensis*.

Le *Lagopsis penai* de Castelnau d'Arbieu ne présente pas de différences notables avec ceux de Bézian et de l'Aérotrain.

Sur douze P_3 de *Prolagus* de Castelnau d'Arbieu, dix sont de type *oeningensis* et deux sont de type intermédiaire (métaconide isolé). Le faible nombre de pièces rend très hypothétique une comparaison avec le *Prolagus oeningensis* de Vieux-Collonges (83 % des P_3 sont de type *oeningensis* à Castelnau d'Arbieu contre 79 % à Vieux-Collonges), mais ces chiffres peuvent être interprétés de manière à montrer que le *Prolagus* de Castelnau d'Arbieu est légèrement plus évolué que celui de Vieux-Collonges.

D'une part la position stratigraphique de Castelnau d'Arbieu, juste sous le niveau de Sansan (cf. CROUZEL, 1957), et d'autre part les grandes affinités de la faune de Vieux-Collonges avec celle de La Romieu (cf. MEIN, 1958) tendent également à montrer l'âge plus récent de Castelnau d'Arbieu par rapport à Vieux-Collonges.

MN 6

Sansan (Gers) : *Lagopsis* ne nous est connu à Sansan que par une pièce unique du Muséum de Bâle ; elle nous a aimablement été signalée par B. ENGESSER. Cette pièce, que nous rapportons à une P^4 ou à une M^1, est parfaitement identifiable par sa taille et son degré d'hypsodontie au *Lagopsis verus* de La Grive ou d'Anwil.

Sansan est donc le plus ancien gisement où l'on connaisse actuellement *Lagopsis verus*.

Le Lagomorphe classique de Sansan est *Prolagus oeningensis sansaniensis* (LARTET, 1851) qui, tout en étant bien connu, n'abonde pas par rapport aux autres micromammifères de cette localité.

MN 7 : localité-type, Steinheim.

La Grive (Isère) : *Prolagus oeningensis* pullule littéralement à La Grive alors que *Lagopsis verus* et *Amphilagus fontanesi* y sont nettement plus rares.

MN 8 : localité-type Anwil.

Anwil (canton de Bâle-campagne) : Les Lagomorphes d'Anwil ont été décrits par B. Engesser (1972) ; *Prolagus oeningensis* y est également très dominant, tandis qu'*Amphilagus fontanesi* et *Lagopsis verus* y sont moins abondants.

Vermes 2 (canton Jura) : Vermes 2, qui est le niveau le plus anciennement connu dans cette localité, renferme *Prolagus oeningensis* et *Lagopsis verus*. Le niveau de Vermes 1, récemment découvert [1], appartient à la MN 5 et contient *Prolagus oeningensis* et *Lagopsis penai*.

REMARQUES SUR LA PHYLOGÉNIE

Au niveau de la grande coupure éocène-oligocène de Stehlin, apparaît pour la première fois en Europe un représentant de l'ordre des Lagomorphes. Découvert à Ravet-Lupoviei (Quercy) par B. Sigé, le plus ancien Lagomorphe européen fut décrit par Lopez Martinez et Thaler (1975). Il fut alors déterminé comme *Desmatolagus* sp. D'autres pièces, récoltées à Möhren 19 (Bavière) furent décrites par Heissig et Schmidt-Kittler (1975) qui en firent une nouvelle espèce, « *Titanomys* » *franconicus*. Lopez Martinez et Thaler (1975) ont montré que Ravet se rapporte au niveau biostratigraphique de Ronzon. De plus, Heissig et Schmidt-Kittler (1975) ont montré la contemporanéité de Ravet et Möhren 19. Les faunes de ces localités, d'après les listes fauniques, sont en effet assez proches et appartiennent donc toutes deux au niveau biostratigraphique de Ronzon (Oligocène inférieur, Sannoisien supérieur). La récolte de nouveau matériel permit à Heissig et Schmidt-Kittler (1976) d'attribuer l'espèce *franconicus* au genre *Shamolagus* Burke, palaeolaginae connu dans l'Éocène d'Asie. Ce premier Lagomorphe européen semble rester sans descendance. C'est bien plus tard, à l'Oligocène supérieur (niveau de Coderet, MN 0), qu'apparaissent en Europe d'autres Lagomorphes, très probablement d'origine asiatique. Ceux-ci appartiennent à la famille des Ochotonidés, famille vraisemblablement issue du groupe de « *Desmatolagus* » *robustus*. Il s'agit de *Piezodus branssatensis* et d'*Amphilagus antiquus*. Quant à *Marcuinomys*, il apparaît encore plus tardivement, au Miocène inférieur.

Lopez Martinez (1978) a regroupé dans une même « lignée » les genres *Titanomys*, *Marcuinomys*, *Lagopsis* et *Paludotona*. Or, les trois derniers genres de cette « lignée » possèdent une M_3 (pour *Paludotona*, voir Dawson, 1959). La persistance de cette M_3 est un caractère primitif caractéristique de ces trois genres. En revanche, *Titanomys visenoviensis*, plus ancien représentant du genre, ne possède de M_3 que chez les individus juvéniles (cf. Tobien, 1974). De plus, *Titanomys calmaensis*, seconde et dernière espèce du genre, ne possède plus de M_3 mais présente une M_2 avec un talonide (cf. Tobien, 1974). Comme cela

1. A paraître : Engesser, Matter et Weidmann, Stratigraphie et faunes du Miocène de Vermes (Jura). Communication présentée à l'Assemblée annuelle de la Société géologique suisse. Winterthur, octobre 1980.

s'est également produit plus anciennement dans la lignée *Piezodus-Prolagus*, la formation d'un talonide sur la M_2 est consécutive à la perte de la M_3 et constitue un caractère apomorphe qui n'est justement pas partagé par les genres *Marcuinomys*, *Lagopsis* et *Paludotona*. Le genre *Titanomys* ne peut donc pas être placé à l'origine de la lignée *Marcuinomys-Lagopsis*.

Sans procéder à une étude phylogénique poussée, on peut néanmoins dégager quelques points importants.

Ni *Marcuinomys*, ni *Lagopsis* ne possèdent de racines labiales sur les dents jugales supérieures. Cette absence est typique d'une hypsodontie déjà très poussée et constitue un caractère apomorphe par rapport à *Amphilagus*, *Piezodus* et *Titanomys*. Les dents jugales supérieures de *Marcuinomys* ont déjà presque atteint le stade évolutif rencontré chez *Lagopsis*, c'est-à-dire réduction sur P^3 et P^4 et disparition sur M^1 et M^2 des parallexus et mésoflexus ainsi qu'un grand développement de l'hypoflexus sur P^4, M^1 et M^2. Ces caractères sont également apomorphes par rapport aux genres *Amphilagus*, *Titanomys*, *Piezodus* et *Prolagus*. Par la suite, ces mêmes dents ne subiront que des changements moins importants (*Lagopsis*), comme par exemple la légère mais constante augmentation de l'hypsodontie (diminution de la courbure des dents).

Les dents jugales inférieures ont toutes la forme d'un fût et ne montrent pas de racines. Dès *Marcuinomys*, leur hypsodontie est totale. Ceci doit également être interprété comme une apomorphie par rapport aux genres *Amphilagus*, *Titanomys* et *Piezodus*.

La formation de l'antéroconide de la P_3 chez *Marcuinomys* et son développement chez *Lagopsis* ne semblent pas être dus à une néoformation comme chez *Piezodus*, *Prolagus* et *Amphilagus ulmensis*. Il serait plus probable que l'antéroconide de la P_3 se soit formé par extension du protoconide et du métaconide (cf. *Marcuinomys*). En effet, sur toute la hauteur du fût dentaire de la P_3, l'antéroconide fait toujours partie intégrante de la dent. Nous n'avons pas remarqué de sillon éventuellement rempli de cément qui séparerait l'antéroconide du reste de la dent comme chez *Piezodus*, *Prolagus* ou *Amphilagus ulmensis* (cf. Tobien, 1974). Alors que l'apparition d'un antéroconide par néoformation s'est produite plusieurs fois au cours de l'évolution des Lagomorphes (parallélisme évolutif), la formation de celui-ci par extension du métaconide et du protoconide semble être un phénomène plus rare mais qui s'est apparemment réalisé chez *Marcuinomys-Lagopsis*. Si l'on considère que l'antéroconide des P_3 de *Piezodus branssatensis* et d'*Amphilagus ulmensis* est une néoformation, on est alors tenté d'attribuer ce mode de formation à des espèces plutôt brachyodontes ou semi-hypsodontes (*Amphilagus ulmensis*, *Piezodus*), tandis que la formation de l'antéroconide de la P_3, par extension (non suivie de séparation chez *Marcuinomys* et *Lagopsis*) du protoconide et du métaconide sur toute la hauteur du fût dentaire, serait plutôt le fait d'espèces nettement hypsodontes. Ce mode de formation de l'antéroconide chez *Marcuinomys-Lagopsis* (et aussi chez *Paludotona*) peut être considéré comme une synapomorphie qui caractérise ces genres par rapport à *Titanomys* (P_3 sans antéroconide), *Amphilagus ulmensis*, *Piezodus* et *Prolagus* (antéroconide néoformé). Ce sont les différents stades évolutifs successifs qui nous ont permis de déterminer plusieurs morphoclines auxquels nous associons les différentes espèces. Sur l'ensemble des autres caractères observés (cf. systématique et descriptions), nous n'avons pas constaté de phénomène évolutif dont l'interprétation contredirait une probable évolution anagénétique des genres *Marcuinomys* et *Lagopsis*. Par exemple, la légère augmentation de l'hypsodontie, de *Marcuinomys roquesi* à *Lagopsis verus*, semble également confirmer l'hypothèse d'une évolution anagénétique.

La M_3 persiste tout au long de la lignée *Marcuinomys-Lagopsis* et constitue un exemple de stasigenèse. La présence de cette dent unilobée indique un état plésiomorphe qui ne peut être utilisé pour prouver une évolution anagénétique mais montre clairement l'impossibilité pour *Marcuinomys* de descendre d'un genre ayant déjà perdu cette dent, comme c'est le cas pour *Titanomys*.

Cette M_3 persiste également chez *Paludotona etruria* Dawson, 1959, Lagomorphe qui possède des affinités avec *Titanomys* (flexide interne de P_3 très semblable) mais aussi avec *Lagopsis* :

— antéroconide de P_3 vraisemblablement du même type de formation que chez *Marcuinomys* et *Lagopsis*, présence d'un paraflexide et d'un protoflexide sur cette même dent, mais seulement chez les spécimens juvéniles (rappel d'un état ancestral) ce qui suppose que l'absence de ces flexides chez les spécimens adultes doit être interprétée comme une apomorphie par rapport aux derniers *Lagopsis* (*L. penai* et *L. verus*) ;

— morphologie de P_4, M_1 et M_2 proportionnellement très proche de celle observée chez *Lagopsis* ;

— persistance d'une M_3 unilobée comme chez *Lagopsis* ;

— la P^2 de *Paludotona* possède une morphologie très particulière. Dawson (1959) indique : « P^2 has an anterior, cement filled reentrant fold (= mesoflexus) that is slightly linguad of the center of the tooth anteriorly and extends posteroexternally. In four specimens this the only fold on P^2, but in two others there is also a shallower anterointernal fold (= paraflexus) that seems to persist the length of the tooth. The variation may be individual although age could also be involved. ». Le développement du mésoflexus et la disparition du paraflexus semblent donc être le résultat de la migration du centrocône du milieu de la P^2 (comme il l'est encore chez *Titanomys* et chez *Lagopsis*) vers le bord antérolingual de la dent. D'autre part, le mésoflexus de la P^2 de *Titanomys* est pratiquement orienté suivant l'axe longitudinal de la dent (voir Tobien, 1974, fig. 78, p. 189 et fig. 79 a, p. 193) alors que chez *Lagopsis*, celui-ci fait un angle, par rapport au même axe, de 20° à 25° et orienté vers la face linguale. Enfin, chez *Paludotona*, cet angle atteint 60° environ. En dépit de la perte du mésoflexus, la P^2 de *Paludotona* semble donc être plus proche de celle de *Lagopsis* que de celle de *Titanomys*.

— les P^4, M^1 et M^2 sont proportionnellement identiques à celles de *Lagopsis verus*. (Pour toutes ces comparaisons, voir Dawson, 1959, fig. 1, p. 160, fig. 2 et 3, p. 161).

La plupart de ces comparaisons pourraient plaider en faveur d'une relation phylogénétique directe entre *Lagopsis verus* et *Paludotona etruria*. Mais le flexide interne de la P_3 de *Paludotona* est nettement différent de celui de *Lagopsis*, qui est en forme de T (état évolué) et se rapproche par contre beaucoup de celui de *Titanomys*, qui est, lui, en forme de L inversé (état primitif, cf. systématique et descriptions, *Marcuinomys*).

Ceci fait que nous ne plaçons pas *Paludotona* dans la lignée anagénétique de *Marcuinomys-Lagopsis*. En cela nos hypothèses sur les rapports phylogéniques de *Paludotona* s'accordent avec celles de Dawson (1959) et non avec celles de Lopez Martinez (1978).

Nous conclurons ces remarques en proposant les hypothèses suivantes : *Titanomys* pourrait représenter le groupe-frère des genres *Paludotona* et *Marcuinomys-Lagopsis*,

tandis que *Paludotona* devrait alors lui-même être placé comme groupe-frère de la lignée anagénétique *Marcuinomys-Lagopsis*.

CONCLUSION

L'étude systématique des genres *Marcuinomys* et *Lagopsis* nous a permis de redéfinir de manière plus précise les différents taxons, tant génériques que spécifiques. L'élaboration de nouvelles diagnoses, proposées dans le cadre de cette contribution, nous a amené à modifier sensiblement les conceptions taxonomiques qui étaient en vigueur jusqu'à présent à l'intérieur du genre *Lagopsis*. Nous distinguons en effet quatre espèces dans ce genre : *L. spiracensis* Baudelot et Crouzel, 1974 ; *L. cadeoti* Viret, 1930 ; *L. penai* Royo, 1928, et *L. verus* (Hensel, 1856). Seuls ces deux derniers taxons avaient une valeur spécifique reconnue, tandis que le premier était attribué à une sous-espèce de *L. penai* et le second était placé en synonymie avec *L. penai*.

La brève répartition biostratigraphique de *Marcuinomys* et l'évolution plus rapide des premiers *Lagopsis* nous permet d'établir des repères biochronologiques assez précis, à partir de quoi nous proposons diverses corrélations.

En revanche, avec *Lagopsis penai* s'ouvre une période de relative stabilité morphologique, et quand un nombre d'échantillons trop restreint ne nous livre pas une moyenne significative sur la taille et le degré d'hypsodontie des spécimens considérés, nous nous aidons alors du degré d'évolution morphologique des populations de *Prolagus vasconiensis* et *Prolagus oeningensis* pour proposer des relations biostratigraphiques.

Malgré la plus grande variabilité morphologique de *Lagopsis verus* par rapport à *L. penai*, nous n'avons pu mettre en évidence, au cours de l'histoire de *L. verus*, une réelle évolution de la surface occlusale de P_3, dent qui porte principalement les caractères que nous avons utilisés précédemment. Nous disposons en revanche de la nette augmentation de taille et du lent accroissement de l'hypsodontie pour tenter d'élaborer des relations biostratigraphiques à l'aide de cette espèce. Toutefois, le principal repère nous est ici fourni plus sûrement par l'apparition même de *Lagopsis verus*.

Nous avons également montré que *Marcuinomys roquesi* apparaît dans un « niveau » compris entre Cocumont et Balizac (probablement en plein cours de la MN 2, Agénien supérieur). Celui-ci est rapidement suivi de *Lagopsis spiracensis* dans la MN 2, qui subsiste jusque dans la MN 3 (Orléanien inférieur). Vient ensuite *Lagopsis cadeoti*, toujours dans la MN 3. *Lagopsis penai* lui fait suite et persiste tout au long des MN 4 et MN 5 (Orléanien moyen et supérieur). Quant à *Lagopsis verus*, il se répartit sur les MN 6, MN 7 et MN 8 (Astaracien).

Quelques remarques d'ordre phylogénique nous ont amené à proposer des hypothèses différentes de celles formulées par Lopez Martinez (1978) mais proches en partie de celles énoncées par Dawson (1959), à savoir que nous placerions *Titanomys* comme groupe-frère de l'ensemble formé par les genres *Paludotona*, *Marcuinomys* et *Lagopsis*, et que *Paludotona* devrait être lui-même placé comme groupe-frère de la lignée anagénétique *Marcuinomys-Lagopsis*. *Titanomys* et *Paludotona* seraient donc bien à exclure de notre petite lignée.

Enfin subsiste un problème important. Nous avons tenté de discerner les principaux morphotypes auxquels nous avons attribué une valeur spécifique, mais cette méthode montre ses limites lorsque l'on a affaire à une population de transition comme à Artenay, où ce phénomène affecte curieusement les genres *Lagopsis* et *Prolagus* simultanément. En conséquence, nous avons opté provisoirement pour une nomenclature binominale (*L. cadeoti-penai* et *P. vasconiensis-oeningensis*) et nous espérons pouvoir ultérieurement décrire de manière plus précise ces rares populations de transition qui sont à notre sens et dans notre cas particulier les témoins d'une évolution anagénétique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Baudelot, S., 1969. — Sur une faune de petits Mammifères récoltés dans le Miocène de La Romieu (Gers). *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, fasc. 6 : 224-225.

Baudelot, S., & F. Crouzel, 1974. — La faune burdigalienne des gisements d'Espira-du-Conflent (Pyrénées-Orientales). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **110** (3-4) : 311-326, 6 fig.

Baudelot, S., & F. Crouzel, 1976. — Insectivore et rongeur Lagomorphe à Navère (Lectoure) Burdigalien inférieur du Gers. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **112** (1-2) : 47-52, 2 fig.

Baudelot, S., & A. Collier, 1978. — Les faunes miocènes du Haut Armagnac (Gers, France). 1. Les gisements. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **114** (1-2) : 194-206, 3 tabl.

Bulot, C., F. Crouzel & E. Ducasse, 1978. — Le gisement paléontologique de Navère à Lectoure (Burdigalien inférieur du Gers). *Bull. Soc. Archéol. Gers*, 1er trim. 1978 : 13-39, 11 fig.

Bulot, C., 1980. — Nouvelle description de deux espèces du genre *Megacricetodon* (Cricetidae, Rodentia) du Miocène de Bézian (zone de La Romieu). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **2**, sér. C, (1) : 3-16, 24 fig.

Crouzel, F., 1957. — Le Miocène continental du bassin d'Aquitaine. *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, nº 248 (1956) : 264 p., 62 fig., 1 pl.

Dawson, M. R., 1959. — *Paludotona etruria*, a new ochotonid from the Pontian of Tuscany. *Verh. naturf. Ges. Basel*, **70** (2) : 157-166.

De Bruijn, H., & A. P. H. Van Meurs, 1967. — A biometrical study of the third premolar of *Lagopsis* and *Prolagus* (Ochotonidae, Lagomorpha, Mammalia) from the Neogene of the Calatayud-Teruel basin (Aragon, Spain). *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, B, **70** (2) : 113-143, 13 fig., tabl.

Engesser, B., 1972. — Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). *TätBer. naturf. Ges. Baselland*, **28** : 37-363, 134 fig., 16 tabl.

Engesser, B., A. Matter & M. Weidmann, 1980. – Stratigraphie et faunes du Miocène de Vermes (Jura). Comm. Assembl. ann. Soc. géol. Suisse, Winterthur, octobre 1980.

Fahlbusch, V., 1976. — Report on the International Symposium on mammalian Stratigraphy of the European Tertiary. *Newsl. Stratigr.*, **5** (2-3) : 160-167, 1 tabl.

Ginsburg, L., 1974. — Les faunes de Mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne. Ve Congr. Néogène méditerr., *Mém. B.R.G.M.*, **78** (1) : 153-167.

— 1975. — Une échelle stratigraphique continentale pour l'Europe occidentale et un nouvel étage : l'Orléanien. *Bull. Nat. Orléan.*, sér. III, nº 18 : 1-11.

— 1980. — *Hyainailouros sulzeri*, mammifère créodonte du Miocène d'Europe. *Annls Paléont.*, **66** (1) : 19-73, 47 fig.

Ginsburg, L., & Ph. Janvier, 1970. — Présence de sables helvétiens d'origine fluviatile sous les faluns du bassin de Noyant-sous-le-Lude (Maine-et-Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 2, **42** (2) : 435-439, 1 fig.

Ginsburg, L., & S. Sen, 1977. — Une faune de micromammifères dans le falun miocène de Thenay (Loir-et-Cher). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **19** (5) : 1159-1166, 5 fig.

Guérin, C., & P. Mein, 1971. — Les principaux gisements de mammifères miocènes et pliocènes du domaine rhodanien. Ve Congr. Néogène méditerr., *Docums Lab. Géol. Lyon*, **1**, h.s. : 131-170, 1 fig., 1 tabl.

Heissig, K., & N. Schmidt-Kittler, 1975. — Ein primitiver Lagomorpha aus dem Mitteloligozän Suddeutschlands. *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, **15** : 57-62.

Heissig, K., & N. Schmidt-Kittler, 1976. — Neue Lagomorphen-Funde aus dem Mitteloligozän. *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, **16** : 83-93.

Henning, W., L. Brundin, B. Schaffer, E. O. Wiley, D. Goujet, L. Matile & R. Hoffstetter, 1978. — Systématique cladistique. Quelques textes fondamentaux + glossaire. Entretiens du Muséum, Paris 1978. Publications du Lab. d'Entomologie gén. et appl., Muséum. Traduction D. Goujet et L. Matile.

Hugueney, M., 1969. — Les rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). *Docums Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, n° 34 : 227 p., 116 fig., 5 pl.

Janvier, Ph., 1971. — Notes sur la Géologie et la Paléontologie du Miocène de Lisbonne. VIII - Lagomorphes (Lagomorpha, Mammalia). *Revta Fac. Cienc. Lisboa*, **16** (2) : 311-321, 4 fig.

Lavocat, R., 1951. — Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. *Ed. Sci. Avenir* : 153 p., 26 pl., 1 carte.

Lopez Martinez, N., 1974. — Évolution de la lignée *Piezodus - Prolagus* (Lagomorpha, Ochotonidae) dans le Cénozoïque d'Europe sud-occidentale. Univ. Languedoc (Thèse Sc. nat.) : 153 p., 16 fig., 34 graph., 18 pl.

— 1978. — Cladistique et Paléontologie. Application à la phylogénie des Ochotonidés européens (Lagomorpha, Mammalia). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), **20** (6) : 821-830, 14 fig.

Lopez Martinez, N., & L. Thaler, 1975*a*. — Sur le plus ancien Lagomorphe européen et la grande coupure oligocène de Stehlin. *Palaeovert.*, **6** (3-4) : 243-251, 1 fig.

Lopez Martinez, N., & L. Thaler, 1975*b*. — Biogéographie, évolution et complément à la systématique du groupe d'Ochotonidés *Piezodus - Prolagus* (Mammalia, Lagomorpha). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), **17** (5) : 850-866, 6 fig., 3 pl.

Major, C. I. F., 1899. — On fossil and recent Lagomorpha. *Trans. Linn. Soc. London*, (2), **7** : 433-520, 4 pl.

Mein, P., 1958. — Les Mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, fasc. V : 1-122, 170 fig.

Ringeade, M., 1978*a*. — Micromammifères et biostratigraphie des horizons aquitaniens d'Aquitaine. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), **20** (6) : 807-813, 14 fig., 6 tabl.

— 1978*b*. — Contribution à la biostratigraphie des faciès continentaux d'Aquitaine (Éocène sup. - Miocène inf.) par l'étude des Micromammifères et des Charophytes. Bordeaux (Thèse Sc. nat.) : 305 p., 17 fig., 55 tabl. ; annexe : 127 fig., 47 pl.

— 1979. — Découverte de nouveaux Lagomorphes dans le Miocène inférieur d'Aquitaine et implications biostratigraphiques. *Bull. Inst. géol. Bassin Aquitaine*, n° 26 : 47 p., 61 fig.

Roman, F., & J. Viret, 1930. — Le Miocène continental de l'Armagnac et le gisement burdigalien de La Romieu (Gers). Livre jubilaire du centenaire de la Société géologique de France, 1830-1930 : 557-604, 9 fig.

Tobien, H., 1963. — Zur Gebiss-Entwicklung tertiärer Lagomorphen (Mamm.) Europas. *Notizbl. hess. Landesamt. Bodenforsch., Wiesbaden*, **91** : 16-35, 14 fig., 4 tabl.

— 1974. — Zur Gebissstruktur, Systematic und Evolution der Genera *Amphilagus* und *Titanomys* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel-und West Europas. *Mainz. geowiss. Mitt.*, **3** : 95-214, 96 fig.

— 1975. — Zur Gebissstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Piezodus*, *Prolagus* und *Ptychoprolagus* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär-Mittel-und WestEuropas. *Notizbl. hess. Landesamt. Bodenforsch., Wiesbaden*, **103** : 103-186, 101 fig., 5 tabl.

— 1976. — Brachyodonty and Hypsodonty in the Evolution of European Tertiary Lagomorpha (Mammalia). *Evolut. Biol.*, **1** : 177-191, 15 fig.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section C, nos 1-2 : 75-103.

Analyses multidimensionnelles de métapodes d'*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla)

par Véra Eisenmann et Abdallah Karchoud

Résumé. — Étude de 14 mesures sur 400 métapodes d'espèces et hybrides actuels (*E. grevyi*, *E. burchelli*, *E. quagga*, *E. zebra*, *E. africanus*, *E. asinus*, *E. hemionus*, *E. kiang*, *E. przewalskii*, *E. caballus*, mulets, bardots) et 400 métapodes d'espèces fossiles d'Amérique du Nord (*E. shoshonensis*, *E. occidentalis*, *E. conversidens leoni*), d'Europe (*E. stenonis vireti*, *E. mosbachensis*) et d'Afrique (*E. tabeti*, *E. mauritanicus*). La discrimination entre espèces ou groupes d'espèces est possible, surtout sur les MC III. Le caractère distinctif principal est la gracilité. Les interprétations des plans factoriels et des diagrammes des rapports se confirment et se complètent. Les dimensions du crâne sont mieux corrélées aux diamètres qu'aux longueurs des métapodes. Les MC III et MT III fossiles présentent des diaphyses relativement plus développées que les épiphyses ; les MT III fossiles possèdent en outre une facette pour le cuboïde moins développée que les actuels. Dans l'hypothèse de bonnes relations morphofonctionnelles au niveau des métapodes, *E. tabeti* était adapté à des paysages désertiques comme les Hémioniens actuels ; *E. shoshonensis* et *E. conversidens leoni* devaient habiter le même genre de biotope, quel qu'il fût.

Abstract. — Correspondence analyses and usual statistical data on 14 measurements taken on 400 modern and 400 fossil metapodials. Beside members of every modern species, were also studied some hybrids (mules and hinnies). Fossil forms are : *E. shoshonensis* (Hemphillian, Idaho, USA), *E. stenonis vireti* (Villafranchian, Drôme, France), *E. tabeti* (Lower Pleistocene, Constantinois, Algeria), *E. mauritanicus* (Middle Pleistocene, Oranais, Algeria), *E. mosbachensis* (Middle Pleistocene, Hesse, Germany), *E. occidentalis* (Holocene, California, USA), *E. conversidens leoni* (Holocene, Nuevo Leon, Mexico). The discrimination between species or groups of species is possible, chiefly on MC III. The most distinctive character is the slenderness. The interpretations of correspondence analyses and ratio diagrams support and complete each other. The skull size is better correlated to the metapodial diameters than to the metapodial lengths. Fossil metapodials have relatively larger diaphyses and smaller epiphyses than modern ; fossil MT III have smaller articular surfaces for the cuboid. Assuming good morphofunctional relations, *E. tabeti* must have lived in desertic landscapes like modern Half Asses. *E. shoshonensis* and *E. conversidens leoni* must both have been adapted to the same kind of biotope, whatever it has been.

V. Eisenmann, *LA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris. RCP 292 du CNRS « Anthropologie des Hommes fossiles et Paléontologie des Vertébrés du Tertiaire et du Quaternaire d'Afrique et d'Asie Tropicale ». RCP 641 du CNRS « Indicateurs paléobiologiques de milieux ».*
A. Karchoud, *Docteur-Ingénieur, Assistant à l'ECAM de Paris, 67, rue Jean-Longuet, 92290 Chatenay-Malabry.*

Introduction

Un travail de biométrie consacré aux métapodes d'*Equus* a déjà été publié par l'un d'entre nous (Eisenmann, 1979*c*). Les métacarpiens (MC III) et métatarsiens (MT III)

principaux des espèces actuelles et de certaines espèces fossiles y sont décrits et comparés à l'aide de diagrammes de rapports (« ratio diagrams » de SIMPSON). Sur ces diagrammes il y a juxtaposition de diverses variables de sorte que la morphologie « moyenne » du MC III ou du MT III d'une espèce est transcrite par une courbe. Cette technique, satisfaisante à bien des points de vue, présente l'inconvénient des études faites mesure par mesure et espèce par espèce : l'absence d'une vue d'ensemble sur les ressemblances entre toutes les espèces et les relations entre toutes les mesures.

Dans le cadre d'une Thèse de Docteur-Ingénieur soutenue à l'Université Pierre et Marie Curie, Paris, le co-auteur a étudié l'ensemble des os des membres des *Equus* actuels à l'aide d'analyses multidimensionnelles (KARCHOUD, 1980). Une autre partie de sa thèse est consacrée aux analyses séparées des MC III et MT III des espèces actuelles et de quelques espèces fossiles. Les échantillons analysés sont souvent plus riches qu'en 1979 ; en outre des espèces non examinées précédemment, notamment nord-américaines, figurent dans le nouveau matériel. Nous présentons donc ici non seulement une façon différente de traiter les mêmes données mais aussi un apport de données nouvelles. Nous allons rendre compte des analyses multidimensionnelles faites par KARCHOUD, comparer leurs résultats avec les interprétations des diagrammes proposées par EISENMANN et présenter tableaux de mesures, diagrammes de rapports et interprétations pour les espèces dont les métapodes sont étudiés pour la première fois.

Nous avons en outre tenté d'évaluer les corrélations entre les variables des métapodes et quelques variables crâniennes afin de déterminer dans quelle mesure les dimensions d'un métapode permettent de prédire celles d'un crâne appartenant à la même espèce et réciproquement.

ANALYSES FACTORIELLES DES CORRESPONDANCES

1. **Méthodes**

Il convient de donner ici quelques précisions sur les méthodes utilisées sans toutefois revenir aux bases théoriques exposées par BENZECRI *et al.* (1973).

Comme les autres analyses multidimensionnelles, l'analyse factorielle des correspondances considère simultanément tous les spécimens et toutes leurs mesures (ou variables) ; contrairement à l'analyse en composantes principales, elle tient compte de la « forme » (proportions relatives) des spécimens plus que de leur « taille » (dimensions absolues). L'interprétation des nuages multidimensionnels, composés de tous les points correspondant aux individus et aux variables, est facilitée par la projection de ces nuages sur quelques plans privilégiés définis chacun par deux axes factoriels. Comme l'information contenue dans les plans successifs diminue progressivement, il suffit souvent en pratique d'interpréter les plans engendrés par les deux, trois ou quatre premiers axes qui contiennent la plus grande partie de l'information. Schématiquement on utilise les éléments suivants :

— des calculs permettent de savoir quelles variables déterminent le mieux les axes factoriels d'un plan ;

— les variables projetées au milieu d'un nuage de spécimens sont celles qui caractérisent le mieux ces spécimens et inversement ;

— les spécimens qui se ressemblent le plus (par la forme, non par la taille) sont rapprochés sur le plan de projection et inversement.

2. **Matériel**

a — *Espèces actuelles*

La nomenclature utilisée et la répartition géographique ont été discutées et précisées à plusieurs reprises, notamment dans Eisenmann (1980) ; nous n'y reviendrons pas.

Toutes les espèces sauvages sont représentées dans notre matériel, quoique de façon inégale ; quelques spécimens domestiques et quelques hybrides entrent aussi dans les analyses ; l'ensemble se compose de 197 MC III et 197 MT III. Dans l'énumération qui suit, le code utilisé dans les analyses figure entre parenthèses après le nom de l'espèce.

1. Zébrins

Equus grevyi (G) : 26 individus.
Equus burchelli (B) : 53 individus dont 27 proviennent de régions situées au nord du Zambèze, 7 appartiennent à des sous-espèces méridionales et 19 sont d'origine géographique inconnue.
Equus quagga (Q) : 7.
Equus zebra (Z) : 23.

2. Asiniens

E. africanus (A) : 9.
E. asinus, ânes domestiques (AD) : 6.

3. Hémioniens

E. hemionus (H) : 31.
E. kiang (K) : 5.

4. Caballins

E. przewalskii (P) : 27.
E. caballus, chevaux domestiques (C) : 5 ; hybride de cheval domestique et sauvage (CP) : 1.

5. Hybrides de Chevaux et d'Anes domestiques

Mules (UM) : 2.
Bardots (NH) : 2.

Par rapport au matériel étudié par Eisenmann en 1979, il y a enrichissement notamment par l'introduction de spécimens appartenant à des formes méridionales d'*E. burchelli* et à *E. quagga* ; à *E. zebra zebra* ; *E. asinus* ; *E. kiang* ; *E. caballus* et à des hybrides.

b — *Espèces fossiles*

Le matériel provient de gisements dont les âges sont compris entre le Pliocène moyen (environ 3,5 millions d'années (MA)) et l'Holocène (il y a environ 10 000 ans) et qui se trouvent en Amérique du Nord, en Europe et en Afrique du Nord.

1. *Equus shoshonensis* (ID) : 44 MC III et 44 MT III (tabl. 1)

Cette espèce décrite par Gidley (1930) et étudiée par Gazin (1936) provient de la formation de Hagerman, Idaho, USA. Le site « Horse Quarry » a livré la majorité du matériel ; il est daté d'environ 3,3 MA (Neville *et al.*, 1979, fig. 9). *E. shoshonensis* a été mis en synonymie avec *E. simplicidens* par Skinner *et al.* (1972 : 118) ; tant que cette dernière espèce, décrite sur une jugale supérieure, ne sera pas mieux définie, il paraît préférable de conserver le nom de *shoshonensis* pour le riche matériel d'*Equus* de l'Idaho.

Tableau 1. — *Equus shoshonensis* (Hagerman, Idaho, USA), métapodes.

	Mesures	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
MC III	1	48	242.9	229	255.5	6.00	2.47
	2	48	235.6	224	247	5.47	2.32
	3	48	34.1	30	39.1	1.76	5.18
	4	48	26.6	23	30	1.62	6.09
	5	48	51.4	46	57.5	2.09	4.06
	6	48	32.8	30	36	1.30	3.97
	7	46	41.8	38	46	1.94	4.64
	8	48	15.3	13	18	1.27	8.29
	8'	45	8.7	5	10	0.99	11.34
	10	48	47	43	50	1.53	3.25
	11	48	45.7	42	49	1.50	3.28
	12	48	34.9	32.2	37	1.04	2.97
	13	48	28.7	26.5	30.2	1.04	3.61
	14	48	31.7	29	33	1.09	3.43
MT III	1	48	274.1	260	285	6.72	2.45
	2	44	269.4	257	280	6.62	2.46
	3	48	32.8	30	37	1.61	4.89
	4	48	31.9	29	37	1.80	5.65
	5	47	50.4	47	54	1.68	3.34
	6	44	41.0	38.5	43.5	1.64	3.99
	7	45	44.7	42	47	1.65	3.69
	8	43	10.4	7.5	14	1.41	13.52
	10	46	46.5	43	52	1.97	4.23
	11	47	45.1	42.2	47	1.36	3.01
	12	47	35.6	32.2	38	1.27	3.58
	13	46	27.7	25.2	30	1.04	3.76
	14	47	31.4	28.5	34	1.21	3.85

Mesures en millimètres. MC III : troisième métacarpien ; MT III : troisième métatarsien. n : nombre de spécimens mesurés ; $\bar{x}$: moyenne ; min. : valeur minimale observée ; max. : valeur maximale observée ; s : écart-type ; v : coefficient de variation. Les mesures sont définies dans le texte et dans les légendes des figures 1 et 6.

2. *Equus stenonis vireti* (SV) : 30 MC III et 43 MT III

Cette sous-espèce d'*E. stenonis* (Prat, 1964) provient de Saint-Vallier, France (Viret, 1954) ; le gisement serait vieux d'environ 2 ou 2,5 MA (Heintz, 1969). On admet généralement qu'*E. stenonis* et *E. shoshonensis* sont apparentés mais il existe des différences entre

les crânes et les dents supérieures des formes nord-américaines et européennes (Eisenmann, 1980) ; une étude sur place du matériel américain les a confirmées.

3. *Equus tabeti* (TA) : 16 MC III et 14 MT III

Arambourg (1970) a décrit cet *Equus* du gisement de l'Aïn Hanech, Algérie. L'âge n'est pas connu de façon précise mais devait être proche de celui du Bed II d'Olduvai, soit 1,15 à 1,7 MA environ (Hay, 1976). Le crâne est inconnu ; les dents peuvent évoquer à la fois les Zébrins et les Asiniens actuels ; les éléments squelettiques font penser aux Hémioniens. C'est pourquoi Churcher & Richardson (1978) mettent en synonymie *E. tabeti* et *E. burchelli* tandis qu'Arambourg (1970) et Azzaroli (1979) en font une espèce asinienne. D'après Eisenmann (1979*a*, 1980, 1981 et *sous presse*), *E. tabeti* peut être rattaché à un rameau commun aux Asiniens et aux Hémioniens : il n'existe pas actuellement d'argument valable pour en faire un Zébrin.

4. *Equus mauritanicus* (MA) : 24 MC III et 22 MT III

L'espèce a été décrite par Pomel (1897) du gisement de Ternifine, Algérie. Ternifine serait un peu plus jeune qu'Ubeidiya, Israël (Jaeger, 1975) dont l'âge est probablement compris entre 700 000 ans et 1 MA (Bar-Yosef & Tchernov, 1972 ; Tchernov, 1981 : 70). La ressemblance entre *E. mauritanicus* et les Couaggas (*E. burchelli* et *E. quagga*), déjà notée par Arambourg, a été argumentée en détail par Eisenmann (1979*b*, 1980 et 1981) qui fait d'*E. mauritanicus* un rameau latéral de la lignée des Couaggas (1979*a*).

5. *Equus mosbachensis* (MB) : 17 MC III et 15 MT III

De même âge approximatif que l'espèce précédente, *E. mosbachensis* provient de Mosbach en Allemagne (Brüning, 1974). Sa morphologie crânienne et dentaire le rattache aux Caballins actuels (Reichenau, 1915 ; Eisenmann, 1980 et 1981).

6. *Equus occidentalis* (OC) : 31 MC III et 27 MT III (tabl. II)

C'est dans les puits d'asphalte de Rancho La Brea, à Los Angeles, qu'ont été recueillis en abondance les restes d'*E. occidentalis* (Merriam, 1913 ; Willoughby, 1948 ; Stock, 1972). D'après des datations encore inédites, leur âge serait compris entre 8 000 et 40 000 ans environ. Willoughby (1974 : 382) rapproche cette espèce des Couaggas modernes ; Bennett (1980) en fait l'espèce sœur d'*E. burchelli* (mais non d'*E. quagga*). D'après Eisenmann, le crâne d'*E. occidentalis* ne peut être rapproché d'aucun crâne d'*Equus* actuel (1980 et observations récentes inédites).

7. *Equus conversidens leoni* (SJ) : 29 MC III et 30 MT III (tabl. III)

Il s'agit aussi d'une forme nord-américaine récente, âgée de 25 000 ans environ (Stock, 1950) ; le crâne est inconnu mais des dents et des restes squelettiques abondants ont été trouvés à San Josecito au Mexique ; leur variation a été étudiée par Devin (1968). D'après Stock, le squelette évoquerait à la fois *E. burchelli* et *E. przewalskii*. Les affinités de l'espèce *conversidens* et de la sous-espèce *leoni* ne pourront être précisées qu'après la découverte de crânes bien conservés, de séries jugales et d'os des membres associés.

Tableau II. — *Equus occidentalis* (Rancho La Brea, Californie, USA), métapodes.

	Mesures	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
MC III	1	32	253.6	241	269.5	6.68	2.63
	2	31	243.7	230	260	6.98	2.86
	3	34	39.7	35	43	1.90	4.78
	4	34	30.4	28	33	1.27	4.19
	5	34	59.0	56	69.5	2.86	4.85
	6	34	37.3	35	39.1	1.32	3.56
	7	34	48.5	45	54	2.29	4.73
	8	34	17.2	13	20	1.67	9.73
	8'	33	9.8	7	12	1.28	13.07
	10	33	52.0	47.5	58	2.29	4.41
	11	31	54.7	49.0	57.5	1.95	3.56
	12	30	40.3	36.5	44	1.87	4.65
	13	32	32.8	30.5	35	1.32	4.02
	14	31	35.3	33	37.4	1.31	3.71
MT III	1	31	290.9	276.5	310	8.81	3.03
	2	27	285.6	272.0	304	8.85	3.10
	3	36	39.1	32.0	42	2.11	5.41
	4	36	37.0	31.0	40	1.92	5.20
	5	32	59.1	54.0	63.5	2.45	4.15
	6	33	49.4	45.0	53.0	2.03	4.10
	7	31	53.5	50.0	59.0	2.26	4.23
	8	30	14.6	12.0	20.0	1.55	10.58
	10	30	54.6	50.0	60.0	2.54	4.66
	11	29	55.7	52.0	60.0	1.91	3.44
	12	29	42.4	40.0	45.5	1.34	3.16
	13	31	33.1	31.0	36.6	1.36	4.11
	14	31	37.2	35.0	40.0	1.22	3.28

Même légende que pour le tableau I.

Outre les espèces fossiles étudiées en 1979, le matériel comprend ici trois formes nord-américaines. Pour les espèces déjà étudiées, le nombre d'individus est plus petit que dans les tableaux publiés en 1979 parce que seuls les spécimens entiers et bien conservés peuvent être traités par les analyses multidimensionnelles.

Au total, les analyses ont été faites sur environ 400 métapodes actuels et 400 fossiles (moitié MC III et moitié MT III).

3. Mesures

Les mesures prises sur les métapodes ont été explicitées dans le travail précédent (Eisenmann, 1979*c*, fig. 1-8). La variation excessive des mesures 8′ et 9 du MC III (facette postérieure pour l'unciforme et facette pour le trapézoïde) et de la mesure 9 du MT III (facette pour le petit cunéiforme) les a fait exclure des analyses factorielles. Au total, 13 variables ont été retenues pour chaque métapode :

MC 1 et MT 1 = longueur maximale ; MC 2 et MT 2 = longueur externe ; MC 3 et MT 3 = diamètre transverse (DT) au milieu de la diaphyse ; MC 4 et MT 4 = diamètre antéropostérieur (DAP) au milieu de la diaphyse ; MC 5 et MT 5 = DT de l'extrémité proximale ; MC 6 et MT 6 = DAP de l'extrémité proximale ; MC 7 = diamètre de la facette articulaire pour le magnum ; MT 7 = diamètre de la facette articulaire pour le grand cunéiforme ; MC 8 = diamètre de la facette antérieure pour l'unciforme ; MT 8 = diamètre de la facette pour le cuboïde ; MC 10 et MT 10 = DT sus-articulaire distal ; MC 11 et MT 11 = DT articulaire distal ; MC 12 et MT 12 = DAP de la quille articulaire ; MC 13 et MT 13 = DAP minimal du condyle interne ; MC 14 et MT 14 = DAP maximal du condyle interne.

Tableau III. — *Equus conversidens leoni* (San Josecito, Nuevo Leon, Mexique), métapodes.

	Mesures	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
MC III	1	30	223.8	207.5	231	5.57	2.49
	2	29	217	200	225	5.73	2.64
	3	30	33.1	30.5	37.1	1.41	4.24
	4	29	26	23	28.5	1.26	4.86
	5	29	48.3	44.5	53	2.06	4.27
	6	29	31.3	30	34.5	1.24	3.95
	7	28	39.7	35	43.5	1.79	3.68
	8	29	14.8	11.5	18	1.49	10,07
	8'	28	8.4	7	11	1.11	13.15
	10	30	42.1	38.5	45	1.57	3.73
	11	30	42.7	40.5	47	1.57	3.68
	12	30	32.4	30	34.5	0.97	3.01
	13	30	26.7	24	28.5	0.91	3.40
	14	30	29.1	26.5	32	1.15	3.95
MT III	1	30	262.9	244	276	6.95	2.64
	2	29	257.8	239	271.5	7.02	2.72
	3	30	33.1	28.5	38	1.95	5.89
	4	30	31.6	28	35	1.40	4.43
	5	30	48.6	46	52	1.40	2.88
	6	29	40.9	38	44.5	1.64	4.01
	7	30	43.8	41	46.5	1.43	3.25
	8	30	10.9	8	14	1.40	12.81
	10	30	43.7	41	48	1.65	3.78
	11	29	43.6	41	46.5	1.42	3.25
	12	30	33.9	32	37	1.19	3.52
	13	30	27.3	25.3	30	0.99	3.62
	14	30	30.5	28	34	1.33	4.38

Même légende que pour le tableau I.

Corrélations entre variables crâniennes et métapodiales

1. Mesures

Aux variables des MC III et MT III qui viennent d'être énumérées, ont été ajoutées trois variables crâniennes : la longueur basilaire L 1, la largeur frontale T 13 et la longueur

de la série dentaire jugale supérieure L 8. Ces mesures ont été définies à plusieurs reprises (notamment dans Eisenmann, 1980, fig. 4-5) et nous ne reviendrons pas sur leur description.

2. Matériel

Il est bien évident que les corrélations entre les dimensions de différents os ne peuvent être étudiées que chez les espèces actuelles qui seules présentent en nombre suffisant des squelettes complets où têtes et membres sont associés de façon certaine. Notre matériel se compose ici de 138 individus de diverses espèces actuelles d'*Equus*.

3. Méthodes

Karchoud (1980 : 68) a étudié l'influence des trois mesures crâniennes citées plus haut sur un tableau comprenant humérus, fémurs, radius, tibias, MC III et MT III (62 variables au total) sur 138 individus. Il n'a pas encore été possible de réaliser une analyse factorielle regroupant uniquement les MC III, les MT III et les trois variables crâniennes à étudier. C'est dommage car une telle analyse aurait utilisé un échantillon plus riche (pour certains squelettes, crânes et métapodes sont présents alors que d'autres os longs manquent) et aurait permis de mieux préciser les corrélations recherchées. Mais dès à présent, nous pouvons tenter de réfléchir sur les matrices de corrélations calculées par Karchoud pour les MC III et les MT III.

I. ANALYSES FACTORIELLES DES CORRESPONDANCES

Troisièmes métacarpiens (MC III)

Les MC III des espèces actuelles et fossiles ont été traités ensemble, au cours de la même analyse, mais ils seront commentés et figurés séparément.

1. Plan des axes F 1 et F 2

• Le plan des axes F 1 et F 2 (fig. 1) rend compte de la majeure partie de l'information (58,9 % de l'inertie au niveau du premier axe et 10,1 % au niveau du second). L'axe F 1 est déterminé par la longueur MC 1 (MC 2 qui apporte à peu près la même information a été mis en variable supplémentaire) opposée à toutes les mesures transverses, notamment au DT diaphysaire MC 3 et, à un moindre degré, au DT proximal MC 5 et aux DT distaux MC 10 et MC 11. L'axe F 2 est déterminé par les dimensions de la facette pour le magnum MC 7 et le DAP diaphysaire MC 4 opposés aux diamètres transverses distaux MC 10 et MC 11 ; à un plus faible degré, le DAP articulaire proximal MC 6 intervient à côté de MC 7 et MC 4 en s'opposant au DAP de la quille articulaire MC 12 qu'on trouve non loin des MC 10 et MC 11. Les variables MC 8, MC 13 et MC 14 jouent un rôle négligeable. Schématiquement, l'axe F 2 oppose la plupart des diamètres proximaux et diaphysaires aux diamètres distaux.

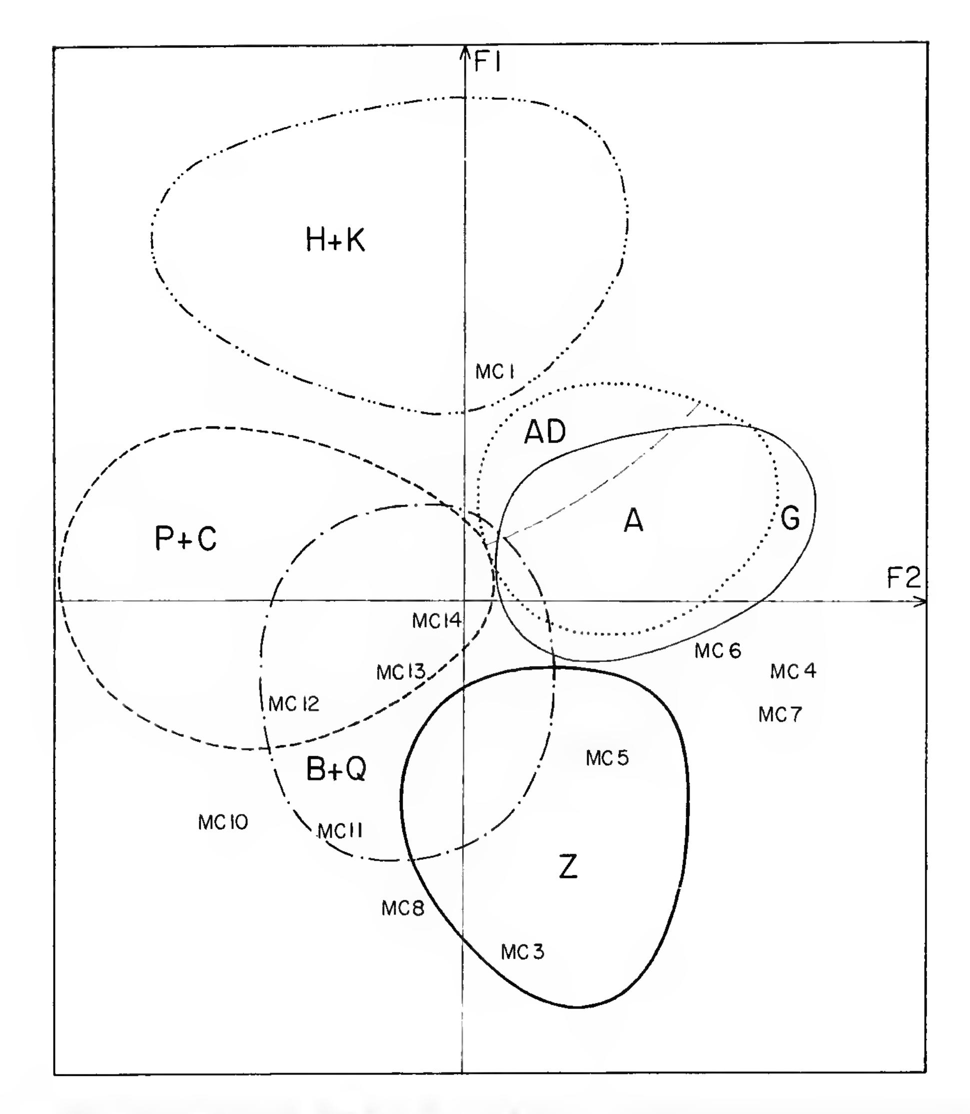


Fig. 1. — Troisièmes métacarpiens d'*Equus* actuels : analyse des correspondances, plan des axes factoriels 1 et 2.

A : *E. africanus* ; AD : *E. asinus* ; B : *E. burchelli* ; C : *E. caballus* ; G : *E. grevyi* ; H : *E. hemionus* ; K : *E. kiang* ; P : *E. przewalskii* ; Q : *E. quagga* ; Z : *E. zebra*.

MC 1 : longueur maximale ; MC 3 : diamètre transverse (DT) diaphysaire ; MC 4 : diamètre antéro-postérieur (DAP) diaphysaire ; MC 5 : DT articulaire proximal ; MC 6 : DAP articulaire proximal ; MC 7 : diamètre de la facette articulaire (DFA) pour le magnum ; MC 8 : DFA antérieure pour l'unciforme ; MC 10 : DT sus-articulaire distal ; MC 11 : DT articulaire distal ; MC 12 : DAP de la quille articulaire ; MC 13 : DAP minimal du condyle interne ; MC 14 : DAP maximal du condyle interne.

• La disposition des espèces actuelles sur ce plan évoque celle qui est apparue lors de l'étude des crânes (EISENMANN & TURLOT, 1978, fig. 6, 10 ; EISENMANN, 1980, fig. 12, 14) : sur un cercle dont le centre serait à l'intersection des deux axes, on trouve successivement *E. quagga* et *E. burchelli*, les Caballins, les Hémioniens, les Asiniens et *E. zebra*. Toutefois, dans le cas présent, *E. grevyi* se projette avec les Asiniens au lieu d'occuper une place intermédiaire entre *E. burchelli* et *E. zebra*. On remarque aussi un chevauchement important entre *E. burchelli* et ses voisins : les Caballins d'une part et *E. zebra* d'autre part.

— Les MC III des Hémioniens sont caractérisés par leur gracilité qui les oppose aux *E. zebra* et *E. burchelli*. Ils ont en outre une facette pour le magnum peu développée.

— *E. grevyi* et les Asiniens ont de faibles DT sus-articulaires distaux et, à un moindre degré, de faibles MC 3, MC 8, MC 11 et MC 12 tandis que la longueur et les DAP articulaire proximal et diaphysaire sont assez élevés (MC 6 et MC 4).

— *E. zebra* est l'espèce la plus trapue, avec de forts DT et une grande facette pour l'unciforme (MC 8).

— *E. burchelli* possède des MC III un peu moins trapus mais à extrémités distales bien développées. On remarque qu'il existe un recouvrement entre *E. burchelli* et toutes les espèces actuelles sauf les Hémioniens. Les *E. burchelli* méridionaux seraient un peu plus graciles que les septentrionaux.

— Les *E. quagga* ne peuvent pas être distingués des *E. burchelli*. Sur les 7 MC III étudiés, 5 se placent plutôt avec les formes septentrionales d'*E. burchelli* ; il n'y a donc pas de cline pour les MC III, qui permettrait de passer des sous-espèces du nord aux sous-espèces du sud et dont *E. quagga* serait l'extrême.

— Les MC III d'*E. przewalskii* présentent une gracilité moyenne et une extrémité distale bien développée : forte quille et fort condyle interne. Le DAP diaphysaire est faible et l'extrémité proximale peu développée, surtout en ce qui concerne la facette pour le magnum (MC 7).

— Les deux MC III de bardots se placent entre le nuage des Hémioniens et celui des Caballins tandis que les deux MC III de mulets sont dans la zone de recouvrement des Caballins et des Couaggas.

• En ce qui concerne les espèces fossiles (fig. 2), on remarque de très forts recouvrements. La discrimination se fait surtout le long de l'axe F 1 tandis que l'axe F 2 ne sépare bien qu'*E. mosbachensis* (MB) d'*E. conversidens leoni* (SJ).

— Les MC III d'*E. tabeti* (TA) sont peu différents de ceux des Hémioniens sauf par le plus faible développement des DT distaux, ce qui a pour effet d'attirer leur nuage du côté des Asiniens.

— Chez *E. conversidens leoni* (SJ), les MC III ressemblent à ceux des Asiniens et d'*E. grevyi* ; leur nuage recoupe aussi en grande partie celui d'*E. shoshonensis* (ID). Un spécimen de cette dernière espèce, non numéroté mais portant la lettre K, se rapproche des MC III d'*E. occidentalis* par sa robustesse et sa grande facette pour le magnum.

— Le nuage des MC III d'*E. mauritanicus* (MA) recoupe ceux des *E. zebra* et *E. burchelli* actuels et se trouve inclus à l'intérieur de celui d'*E. occidentalis* (OC). Deux MC III d'*E. mauritanicus* (TER 404 et 405) sont plus longs et plus minces que les autres, d'où leur projection à proximité d'*E. shoshonensis* : à l'inverse, TER 335 est particulièrement court et son extrémité distale relativement plus développée le classe parmi les *E. mosbachensis*.

— *E. stenonis vireti* (SV) possède les MC III les plus trapus et se trouve ainsi à l'opposé d'*E. tabeti*. Chez SV, la facette pour l'unciforme (MC 8) est particulièrement bien développée. Des recoupements existent avec *E. mauritanicus*, *E. occidentalis*, *E. mosbachensis* et, parmi les actuels, avec *E. zebra* et *E. burchelli*.

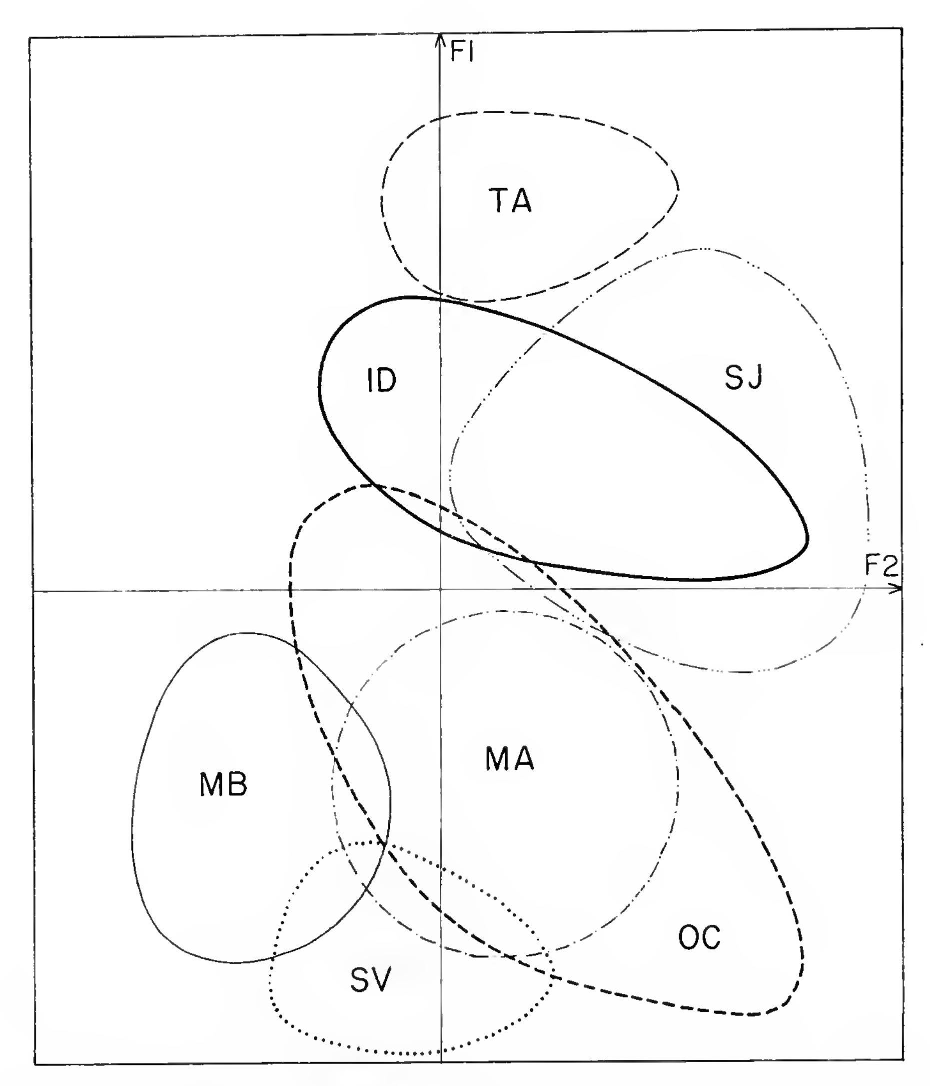


Fig. 2. — Troisièmes métacarpiens d'*Equus* fossiles : analyse des correspondances, plan des axes factoriels 1 et 2.

ID : *E. shoshonensis* ; MA : *E. mauritonicus* ; MB : *E. mosbachensis* ; OC : *E. occidentalis* ; SJ : *E. conversidens leoni* ; SV : *E. stenonis vireti* ; TA : *E. tabeti*.

— Les MC III d'*E. mosbachensis* sont caractérisés par de fortes dimensions distales et des DT élevés par rapport aux DAP. Le nuage recoupe surtout ceux d'*E. przewalskii* et d'*E. burchelli.*

• La comparaison globale des nuages d'espèces fossiles et actuelles montre une certaine prépondérance des fossiles dans les parties droites et inférieures de la figure 2. Elle pourrait

être expliquée par l' « attraction » des variables MC 3, 4, 5, 6 et 7, peut-être plus grandes chez les fossiles que chez la plupart des actuels. Nous y reviendrons.

2. Plan des axes F 3 et F 4

Sur cet autre plan, les 3e et 4e axes contiennent respectivement 9,8 % et 6,7 % de l'inertie totale. L'axe F 3 est déterminé par les diamètres proximaux, articulaire avec le magnum et transverse (MC 7 et MC 5) qui s'opposent aux diamètres diaphysaires antéropostérieur (MC 4) et surtout transverse (MC 3). L'axe F 4 est en grande partie défini par le DT distal sus-articulaire (MC 10) qui s'oppose aux diamètres distaux antéropostérieurs (MC 13, 14 et à un moindre degré MC 12) ; le diamètre de la facette pour l'unciforme (MC 8) apporte une certaine contribution à côté du DT distal MC 10. Les variables MC 1, 2, 6 et 11 jouent un rôle négligeable. Schématiquement, l'axe F 3 oppose les diamètres proximaux aux diaphysaires, alors qu'ils intervenaient parallèlement sur l'axe F 2 ; l'axe F 4 oppose, sur l'extrémité distale, les diamètres transverses aux antéropostérieurs.

Dans l'ensemble, les espèces actuelles sont regroupées le long de la partie positive de l'axe F 3, contrairement aux espèces fossiles dont les MC III sont plutôt situés du côté de la partie négative du même axe. Cette disposition pourrait indiquer un plus fort développement des diamètres diaphysaires chez les fossiles, ce que nous avions déjà supposé lors de l'analyse du premier plan. En revanche, les DT proximaux MC 5 et MC 7 ne seraient pas caractéristiques des MC III fossiles.

Il n'y a guère de discrimination possible entre espèces. On note toutefois des diamètres diaphysaires relativement faibles chez les Asiniens et les Hémioniens et, sur une analyse des seuls MC III fossiles, une bonne caractérisation des *E. mosbachensis* (MB) grâce à leurs forts diamètres distaux. Les deux points nous ont déjà été montrés par le premier plan factoriel. Enfin, les MC III des bardots se placent du côté des fossiles, ceux des mulets du côté des actuels.

3. Analyses factorielles des correspondances et diagrammes de rapports

Outre les diagrammes publiés récemment (Eisenmann, 1979*c*), nous pouvons discuter ici les diagrammes des espèces nord-américaines : *E. shoshonensis* (fig. 3), *E. occidentalis* (fig. 4) et *E. conversidens leoni* (fig. 5). Rappelons que c'est la morphologie du MC III « moyen » d'une espèce donnée qui est représentée sur ces diagrammes où la ligne zéro représente les proportions d'un MC III « moyen » d'*E. hemionus*.

Les analyses des correspondances font apparaître à peu près les mêmes ressemblances que les diagrammes des rapports. Ainsi, *E. grevyi* dont le nuage se projette avec celui des Asiniens sur le premier plan factoriel présente un diagramme parallèle à celui d'*E. africanus* (Eisenmann, 1979*c*, fig. 9, 13) sauf pour la mesure 8', non retenue dans les analyses factorielles.

Il arrive parfois que l'importance que les analyses attachent à la gracilité masque des ressemblances avec d'autres caractères, bien visibles sur les diagrammes. C'est le cas d'*E. przewalskii* et *E. occidentalis* (fig. 4) : d'ailleurs, Willoughby (1948 : 89) avait déjà noté que certains métapodes de Chevaux relativement robustes ne pouvaient pratiquement pas être distingués de certains métapodes de Rancho La Brea. Il en va de même pour *E. tabeti* et *E. conversidens leoni* (fig. 5) dont les diagrammes présentent bien des analogies alors que les nuages sont distincts sur le plan F 1-F 2 (fig. 2).

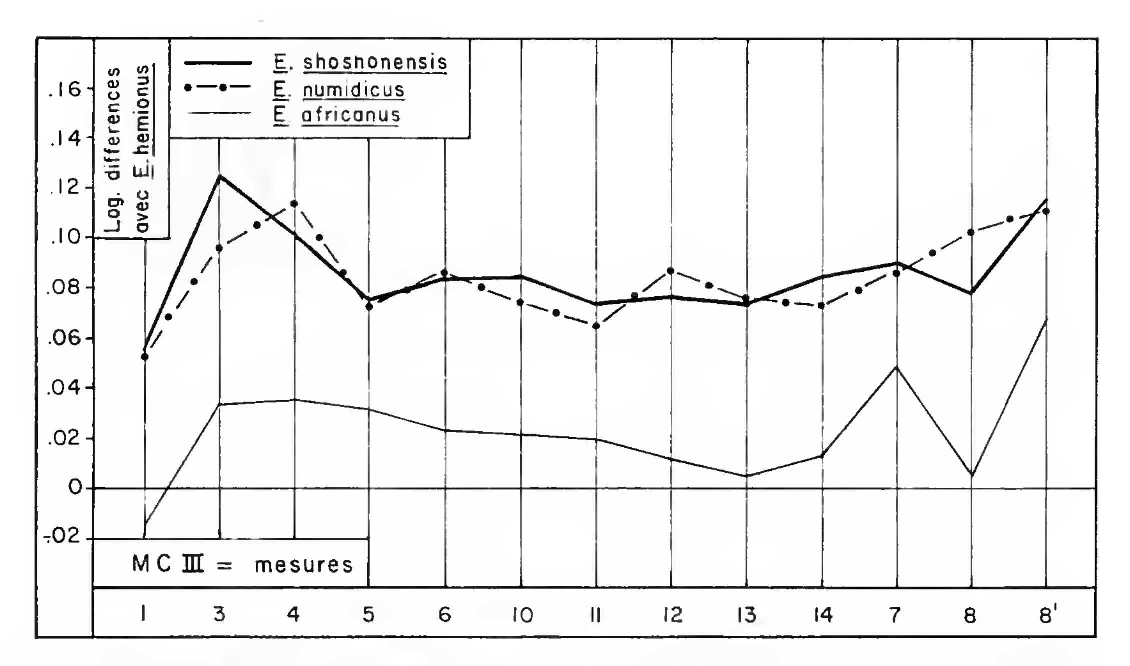


Fig. 3. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métacarpiens d'*E. shoshonensis*, *E. numidicus* et *E. africanus*.
Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 1.

Fig. 4. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métacarpiens d'*E. occidentalis* et *.E przewalskii*.
Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 1.

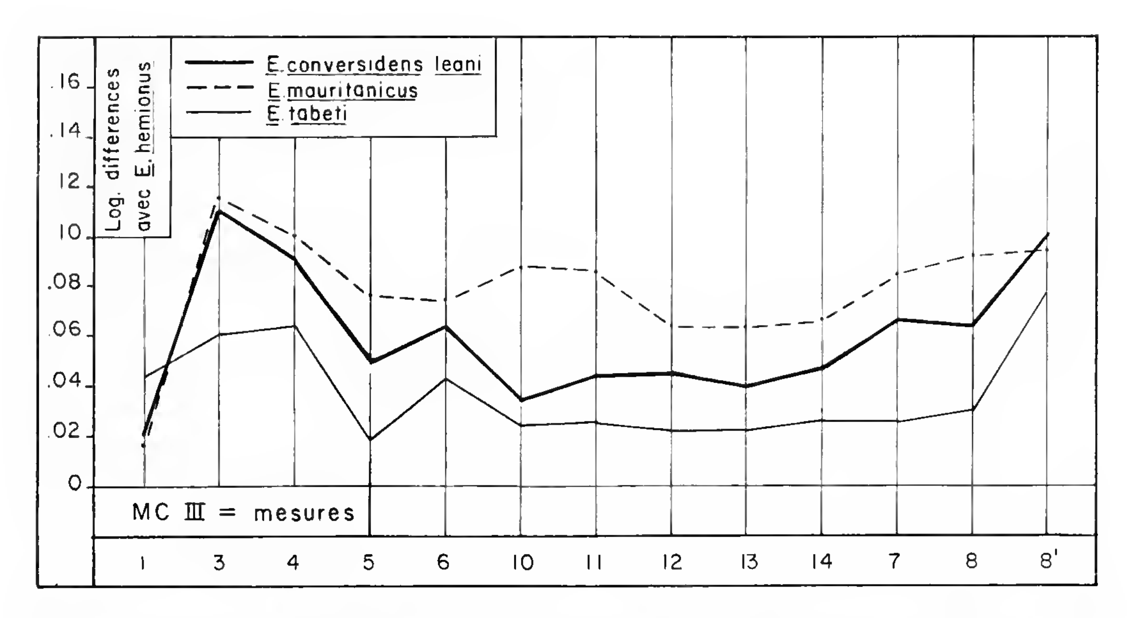


Fig. 5. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métacarpiens d'*E. conversidens leoni*, *E. mauritanicus* et *E. tabeti*.
Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 1.

Lorsque le matériel fossile est trop pauvre pour entrer dans une analyse multifactorielle, seuls les diagrammes de rapports peuvent montrer la ressemblance entre les espèces : c'est le cas pour la ressemblance entre *E. shoshonensis* et *E. numidicus*, espèce du Villafranchien d'Afrique du Nord (fig. 3), dont les MC III sont rares.

En revanche, les analyses factorielles peuvent attirer l'attention sur des points passés inaperçus quoique présents sur les diagrammes. Nous avons vu que les MC III fossiles semblaient présenter des diaphyses relativement plus fortes que les MC III actuels (voir les commentaires du premier et du second plans factoriels). Les diagrammes des rapports examinés sous cet aspect montrent que la plupart des variables sont effectivement plus faibles que le diamètre antéropostérieur de la diaphyse chez les MC III fossiles, tandis que cette disposition est plus rare chez les actuels (voir par exemple *E. occidentalis* et *E. przewalskii* sur la figure 4 du présent article et *E. mosbachensis* et *E. przewalskii* sur la figure 15 de Eisenmann, 1979*c*).

4. Conclusions

Dans les analyses réalisées, toutes les variables n'interviennent pas avec la même importance. Le caractère qui occupe la première place est la gracilité diaphysaire (MC 1 et MC 3). La mesure MC 2 est inutile car redondante par rapport à MC 1 ; les variables MC 13 et MC 14 semblent moins intéressantes que la plupart des autres.

La discrimination des espèces actuelles se fait beaucoup moins bien qu'avec les crânes ;

on reconnaît néanmoins deux groupes bien isolés (Hémioniens d'une part, Asiniens et *E. grevyi* d'autre part) et trois groupes qui se recouvrent plus ou moins (Caballins ; Couaggas ; *E. zebra*).

Pour les espèces fossiles, on peut reconnaître cinq groupes : *E. tabeti* (le seul à être parfaitement isolé) ; *E. shoshonensis* et *E. conversidens leoni* ; *E. mauritanicus* et *E. occidentalis* ; *E. stenonis vireti* ; *E. mosbachensis*.

Certaines observations donnent à penser que les épiphyses proximales et/ou distales sont plus développées chez les espèces modernes d'*Equus* tandis que les dimensions diaphysaires sont relativement plus fortes chez les fossiles.

Troisièmes métatarsiens (MT III)

Comme précédemment, tous les MT III ont été traités ensemble mais les commentaires des espèces actuelles et fossiles seront faits séparément.

1. Plan des axes F 1 et F 2

• Ce plan (fig. 6) contient la plus grande part de l'information : 59,5 % d'inertie pour le premier axe F 1 et 13,5 % pour le second axe F 2. F 1 est déterminé par la longueur MT 1 (MT 2 a été mis en variable supplémentaire) qui s'oppose aux autres variables, notamment aux DT distaux, MT 10 et MT 11, et aux DT diaphysaire MT 3 et proximal MT 5. L'axe F 2 est déterminé par les diamètres diaphysaires MT 3 et MT 4. Le diamètre de la facette articulaire pour le cuboïde, MT 8, très fluctuant, est en variable supplémentaire ; sur l'axe F 2, il s'oppose aux DT et DAP diaphysaires MT 3 et MT 4.

• La disposition des espèces actuelles sur ce plan diffère par deux points principaux de celle que nous avons décrite lors de l'analyse des MC III (fig. 1) : le nuage des Asiniens ne recouvre plus autant celui d'*E. grevyi* et se place entre les Hémioniens et *E. przewalskii* ; le nuage des Couaggas s'étale, recoupe la plupart des autres nuages et englobe entièrement celui d'*E. zebra*.

— Les MT III des Hémioniens sont caractérisés par leur longueur et leurs faibles DT ; la facette pour le cuboïde est peu développée.

— *E. grevyi* présente des MT III moins allongés, sans autres particularités.

— Le nuage des *E. burchelli* recouvre la plus grande part de celui d'*E. grevyi* et, à un moindre degré, ceux d'*E. przewalskii* et des Asiniens. Son pôle le plus éloigné des Hémioniens englobe *E. zebra*. Les *E. burchelli* sont caractérisés par le fort développement de toutes les mesures des MT III sauf la longueur. Il n'y a pas de cline nord-sud visible.

— Les 7 MT III d'*E. quagga* sont répartis à l'intérieur du nuage des *E. burchelli* de façon régulière.

— *E. zebra* possède les MT III les plus courts, où les DT distaux, notamment le DT articulaire, sont les plus forts. Il s'oppose aux Hémioniens.

— *E. przewalskii*, dont le nuage recoupe partiellement ceux des Asiniens et des Couaggas, se distingue des autres espèces par ses faibles diamètres diaphysaires et le fort développement de la facette pour le cuboïde.

— Les Asiniens possèdent des MT III assez longs, comme ceux d'*E. grevyi*, dont ils se distinguent par des diamètres diaphysaires plus faibles.

— Les deux MT III de bardots se placent sur l'axe F 1 à proximité des Hémioniens et des Asiniens ; ceux des mulets sont près du centre de gravité, dans la zone de recouvrement de la plupart des espèces actuelles.

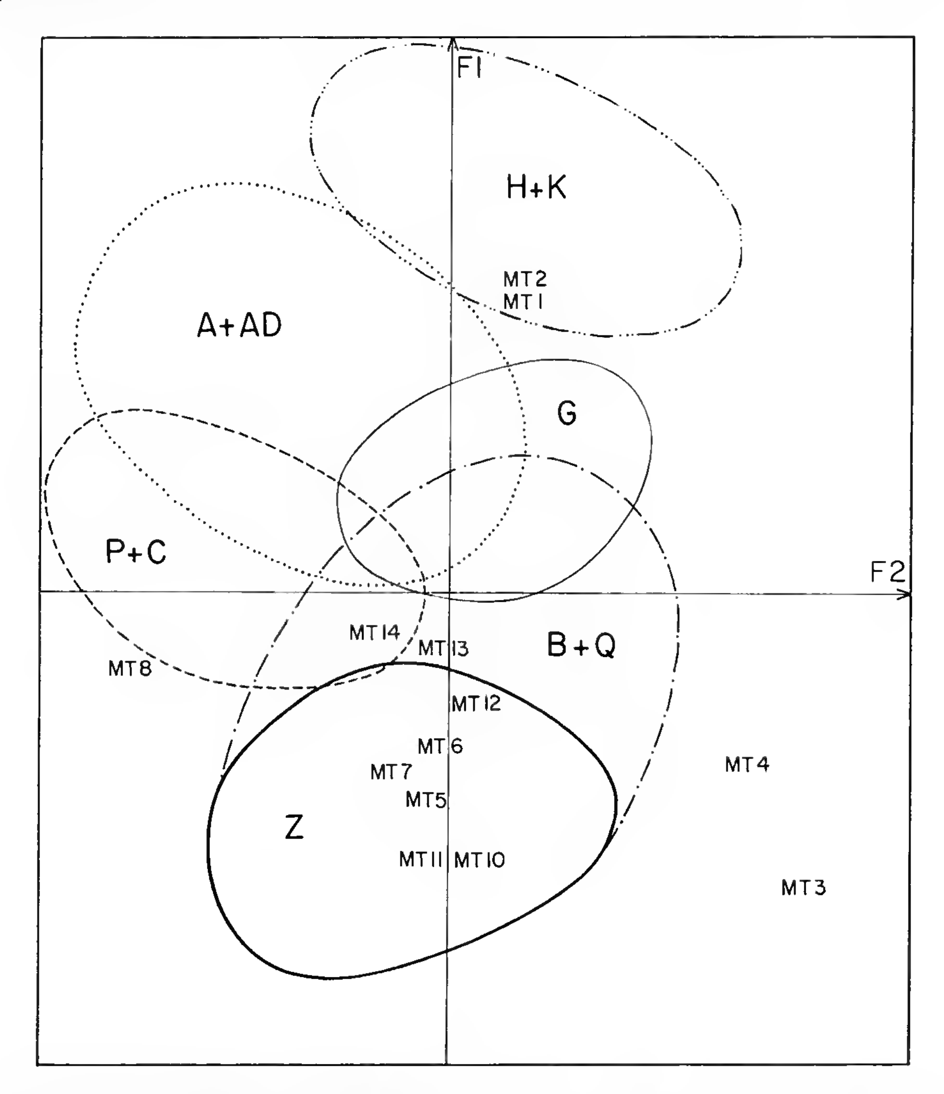


Fig. 6. — Troisièmes métatarsiens d'*Equus* actuels : analyse des correspondances, plan des axes factoriels 1 et 2.
Même légende que pour la figure 1 en remplaçant MC par MT, sauf MT 5 : DT proximal ; MT 6 : DAP proximal maximal ; MT 7 : DFA pour le grand cunéiforme ; MT 8 : DFA pour le cuboïde.

• Pour ce qui est des espèces fossiles (fig. 7), les recouvrements de nuages sont aussi fréquents que pour les MC III (fig. 2) mais ne concernent pas toujours les mêmes espèces. La discrimination ne se fait guère que le long de l'axe F 1.

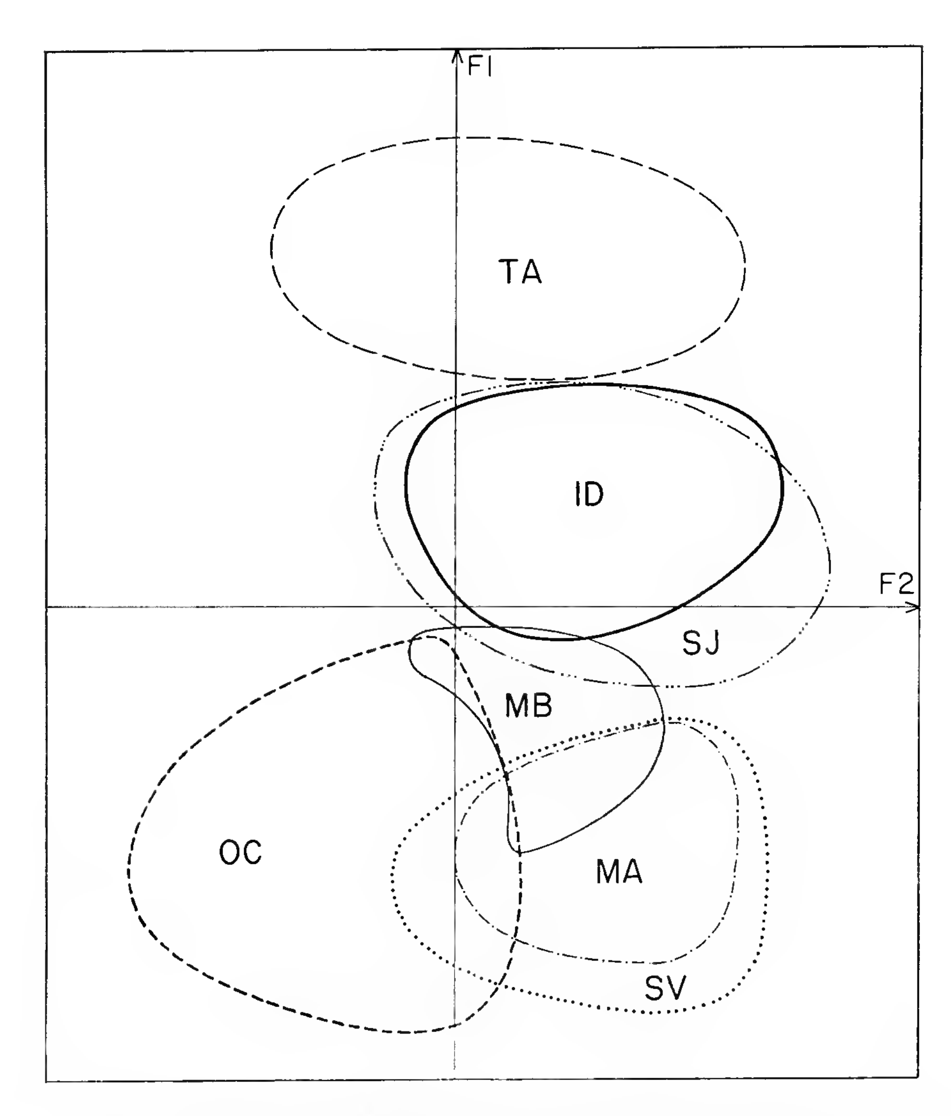


Fig. 7. — Troisièmes métatarsiens d'*Equus* fossiles : analyse des correspondances, plan des axes factoriels 1 et 2.
Même légende que pour la figure 2.

— Les MT III d'*E. tabeti* sont aussi allongés que ceux des Hémioniens. Le nuage d'*E. tabeti* est toutefois un peu décalé vers la gauche, probablement à cause d'un plus fort développement de la facette pour le cuboïde chez *E. tabeti* que chez *E. hemionus* + *E. kiang*.

— Les nuages d'*E. shoshonensis* et d'*E. conversidens leoni* se recouvrent presque en totalité et se projettent à peu près comme celui d'*E. grevyi* avec, cependant, un allongement le long de F 2. On peut en conclure que les MT III sont encore assez longs mais présentent des diamètres diaphysaires plus élevés et une facette pour le cuboïde plus petite que *E. grevyi*.

— *E. mosbachensis* occupe une place intermédiaire entre le nuage précédent et ceux des fossiles qu'il nous reste à voir. Parmi les espèces actuelles, le recouvrement se fait avec une partie des *E. burchelli*.

— Le nuage des MT III d'*E. stenonis vireti* englobe celui d'*E. mauritanicus* et recoupe celui d'*E. burchelli* et *E. zebra* : les MT III sont courts et larges.

— Il en est de même pour *E. occidentalis* qui se distingue par un DT distal articulaire plus élevé et une plus grande facette pour le cuboïde.

• La comparaison globale des espèces actuelles et fossiles montre que les nuages de ces derniers sont en général déportés vers la droite, dans la direction de l'axe F 2 ; les deux exceptions sont *E. occidentalis*, espèce sub-actuelle, et *E. tabeti* (Pléistocène inférieur). La cause de ce décalage pourrait être un plus faible développement de la facette articulaire avec le cuboïde et un plus fort développement des dimensions diaphysaires chez la plupart des fossiles.

2. Plan des axes F 3 et F 4

Ce plan contient moins d'informations que le premier : 6,3 % d'inertie pour F 3 et 5 % d'inertie pour F 4. L'axe F 3 est déterminé par le DT articulaire distal MT 10 et, à un moindre degré, par les DT MT 5 et MT 11 opposés aux diamètres diaphysaires MT 3 et MT 4 et à la facette pour le cuboïde MT 8. L'axe F 4 est à nouveau déterminé par MT 10 et plus faiblement par MT 11 opposés aux diamètres proximaux MT 5 et MT 7 et aux DAP distaux MT 14 et MT 13.

La discrimination des espèces est presque impossible mais on peut cependant noter et interpréter quelques regroupements particuliers. Parmi les actuels, *E. burchelli* et plus encore *E. przewalskii* semblent caractérisés par leur fort DT distal articulaire. Les *E. quagga* sont placés par rapport aux *E. burchelli* de telle sorte qu'on peut leur supposer des diamètres diaphysaires plus faibles et des diamètres transverse proximal (MT 5) et distal articulaire (MT 10) plus élevés. Parmi les fossiles, *E. stenonis vireti* et *E. mosbachensis* semblent caractérisés par de forts DT articulaires distaux ; la position d'*E. tabeti* et *E. conversidens leoni* pourrait s'expliquer par de forts diamètres diaphysaires et/ou une grande facette pour le cuboïde.

Comme pour les MC III mais à un moindre degré, une séparation apparaît entre les MT III actuels, plus fréquents le long de la partie positive de l'axe F 3, et les MT III fossiles qui prédominent le long de la partie négative. Là encore, les dimensions diaphysaires (MT 3 et 4) plus fortes chez les fossiles pourraient en être la cause.

3. Analyses factorielles des correspondances et diagrammes de rapports

Dans l'ensemble, les AFAC suggèrent les mêmes interprétations que les diagrammes des rapports. La gracilité des Hémioniens et, à un moindre degré, des Asiniens apparaît tant sur le plan F 1-2 que sur le diagramme des rapports (Eisenmann, 1979*c*, fig. 14) ; *E. burchelli*, *E. przewalskii*, *E. stenonis vireti* et *E. mosbachensis* sont bien caractérisés par le fort développement du DT distal articulaire (MT 10) visible sur les diagrammes (Eisenmann, 1979*c*, fig. 12, 16) et mentionné lors de l'interprétation du deuxième plan factoriel.

Dans certains cas, les diagrammes des rapports ajoutent aux interprétations des ana-

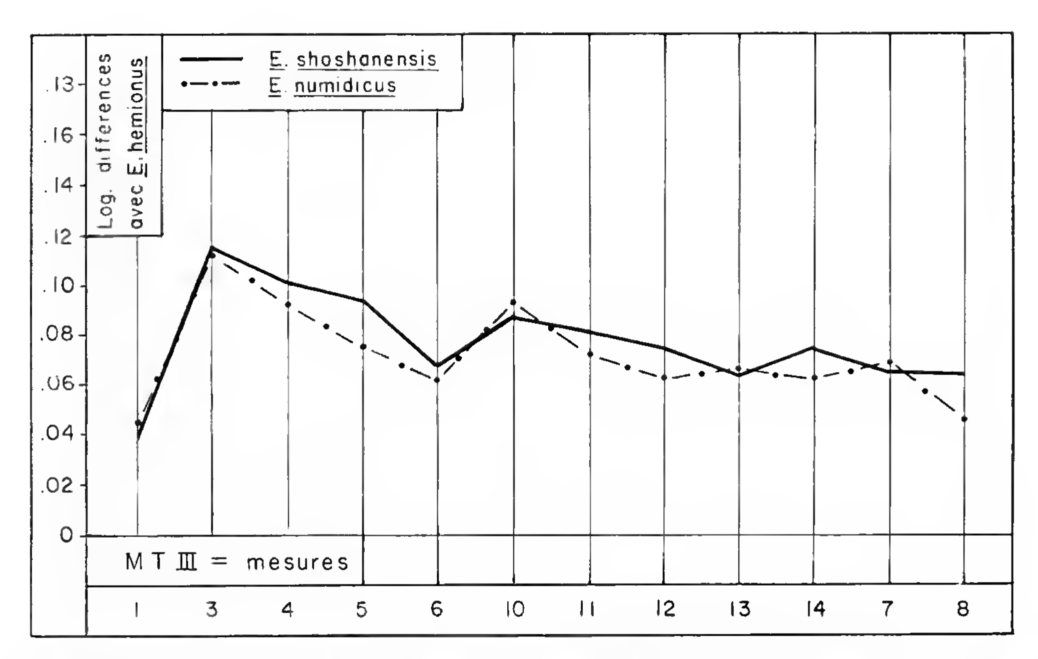


Fig. 8. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métatarsiens d'*E. shoshonensis* et *E. numidicus*.
Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 6.

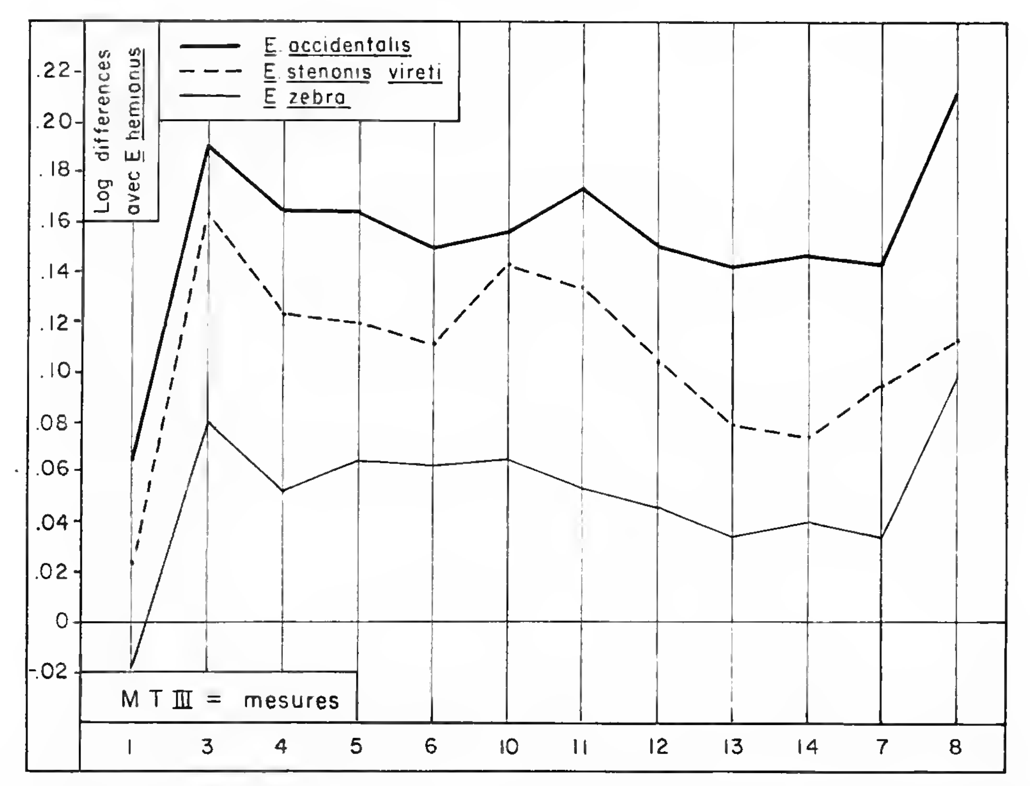


Fig. 9. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métatarsiens d'*E. occidentalis*, *E. stenonis vireti* et *E. zebra*.
Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 6.

lyses factorielles. Le diagramme du MT III d'*E. quagga* diffère effectivement de celui d'*E. burchelli* par des diamètres diaphysaires plus faibles et des mesures MT 5 et MT 10 plus élevées comme le montrait le second plan factoriel. En outre, chez *E. quagga* les mesures distales MT 11, 12, 13 et 14 sont plus faibles bien que ces points ne soient pas mis en évidence par les analyses des correspondances.

Lorsque plusieurs interprétations de la position d'une espèce sur un plan sont possibles, les diagrammes des rapports peuvent aider à choisir l'une d'entre elles. Sur le plan F 3-F 4, la place occupée par *E. tabeti* et *E. conversidens leoni* pourrait être due à de forts diamètres diaphysaires et/ou à une grande facette pour le cuboïde. Les diagrammes (fig. 10 et Eisenmann, 1979*c*, fig. 18) montrent que seul *E. tabeti* a une facette pour le cuboïde bien développée et que seul *E. conversidens leoni* présente de forts diamètres diaphysaires.

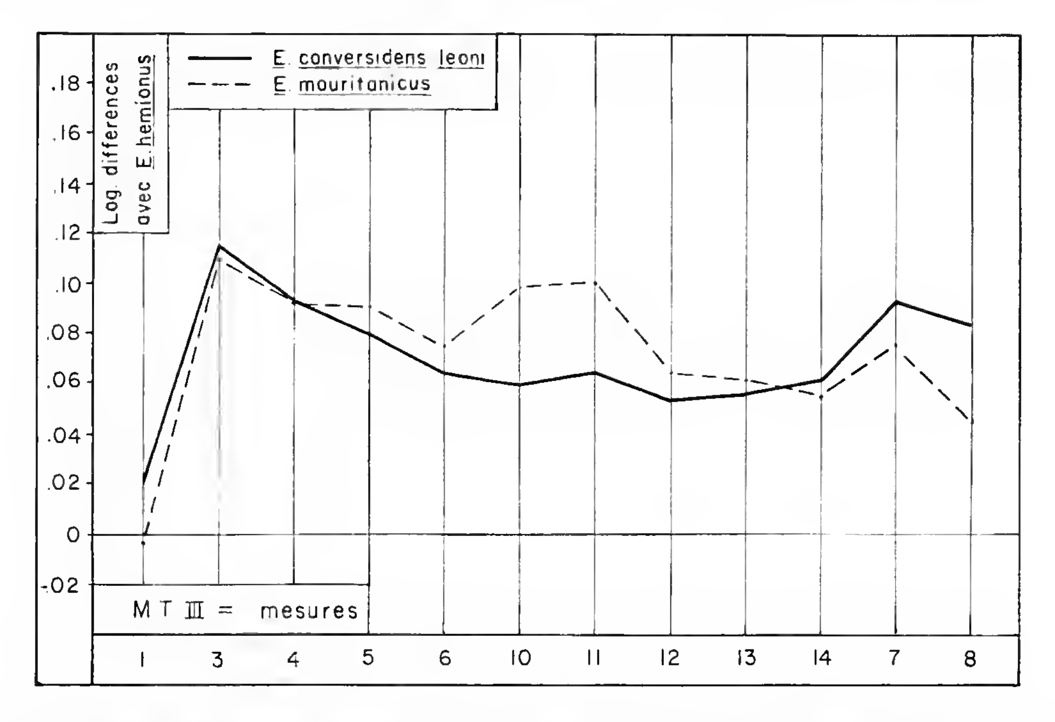


Fig. 10. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métatarsiens d'*E. conversidens leoni* et *E. mauritanicus*.
Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 6.

Si les diagrammes sont plus maniables et plus précis dans l'étude espèce par espèce, les analyses factorielles des correspondances sont irremplaçables pour une vue d'ensemble immédiate. Il faut par exemple une longue et fastidieuse juxtaposition de diagrammes pour montrer ce qui apparaît immédiatement sur le premier plan de l'analyse des MT III, à savoir un développement plus faible de la facette pour le cuboïde chez la plupart des espèces fossiles anciennes.

4. Conclusions

En ce qui concerne les variables, la longueur MT 2 est redondante par rapport à MT 1 ; le DAP proximal MT 6 et les DAP distaux MT 12, 13 et 14 apportent peu de contributions aux analyses. Le caractère principal est la gracilité exprimée par l'opposition MT 10/MT 1.

En ce qui concerne les espèces, la discrimination des MT III d'*Equus* actuels est moins bonne que celle des crânes mais aussi que celle des MC III. Le seul groupe bien discriminé est celui des Hémioniens ; les nuages de tous les autres se recoupent plus ou moins.

Pour les MT III fossiles, cinq groupes se dessinent assez bien : *E. tabeti* ; *E. shoshonensis* et *E. conversidens leoni* ; *E. mosbachensis* ; *E. stenonis vireti* et *E. mauritanicus* ; *E. occidentalis*. Ce ne sont pas les mêmes que pour les MC III.

Les analyses laissent supposer que les MT III fossiles anciens ont une facette pour le cuboïde assez peu développée et des diamètres diaphysaires relativement élevés.

Conclusions

1. Variables

Pour les métapodes antérieurs et postérieurs le facteur principal dégagé par les analyses est la gracilité ; celle-ci est définie par l'opposition de la longueur maximale au diamètre transverse de la diaphyse sur les MC III et aux diamètres transverses distaux et proximaux sur les MT III. Dans les deux cas, les diamètres distaux antéropostérieurs jouent un rôle de second plan.

2. Espèces actuelles

Rappelons encore que les différences ou ressemblances constatées concernent plus la forme que la taille ; ainsi le nuage des MC III de l'une des plus grandes espèces actuelles, *E. grevyi*, recouvre celui des Asiniens qui sont parmi les plus petites.

De façon générale, les MC III se laissent mieux discriminer que les MT III. Par ailleurs, la position relative des espèces sur les plans factoriels peut varier suivant qu'on regarde les MC III ou les MT III. Si l'on s'en tient aux MC III (fig. 1), il est intéressant de noter qu'on retrouve une représentation des ressemblances proche de celle qui a été observée pour les crânes (Eisenmann & Turlot, 1978, fig. 6 ; Eisenmann, 1980, fig. 12), sauf en ce qui concerne *E. grevyi*.

Qu'il s'agisse de MC III ou de MT III, il semble possible de rapprocher d'une part Hémioniens, Asiniens et *E. grevyi*, d'autre part Caballins, Couaggas et *E. zebra*. Bien entendu, ces observations purement morphologiques ne doivent pas être directement interprétées dans une perspective systématique ou phylogénique. Bien que le matériel soit rudimentaire, signalons que les métapodes de bardots se rapprochent de ceux des Hémioniens tandis que ceux des mulets sont nettement plus trapus.

3. Espèces fossiles

Là encore, la discrimination est moins bonne sur les MT III que sur les MC III et la position relative des espèces peut changer suivant qu'on observe les métapodes antérieurs ou postérieurs.

Il reste quand même la possibilité de distinguer deux groupes. *E. tabeti*, *E. shoshonensis* et *E. conversidens leoni* se laissent bien rapprocher des Hémioniens, Asiniens et Zèbres de Grévy. Dans l'autre groupe on trouve *E. stenonis vireti*, *E. mauritanicus*, *E. occidentalis* et *E. mosbachensis* en même temps que les Couaggas, *E. zebra* et les Caballins.

A quelques exceptions près, il semble que les métapodes fossiles présentent des diaphyses relativement plus volumineuses que les épiphyses (proximales et distales). Ce point a été noté par Willoughby (1948 : 92) lors d'une comparaison entre *E. caballus* et *E. occidentalis*.

4. Comparaisons avec les diagrammes des rapports

Les analyses factorielles des correspondances confirment en général les interprétations fondées sur les diagrammes de rapports. C'est le cas par exemple des ressemblances entre les MC III d'*E. shoshonensis* et d'*E. africanus* (fig. 1, 2, 3) ou entre les MT III d'*E. occidentalis* et d'*E. zebra* (fig. 6, 7, 9).

Les diagrammes des rapports sont précieux pour des comparaisons détaillées, variable par variable, et notamment lorsqu'on veut faire abstraction du caractère parfois envahissant de la gracilité. Ils sont irremplaçables quand le matériel est trop pauvre ou trop fragmentaire pour être analysé par ordinateur : seuls les diagrammes de rapports pouvaient montrer l'étonnante ressemblance entre les métapodes d'*E. shoshonensis*, espèce nord-américaine vieille d'environ 3 MA, et ceux d'*E. numidicus*, espèce nord-africaine, vieille d'environ 2 MA (fig. 3, 8).

Mais seuls les graphiques issus des analyses factorielles permettent de comparer rapidement la morphologie des métapodes d'une douzaine de taxons.

II. CORRÉLATIONS ENTRE VARIABLES CRÂNIENNES ET MÉTAPODIALES

Un des problèmes pratiques qui se pose souvent au paléontologue provient de la présence, dans un même gisement, d'ossements non associés de façon certaine et qui pourraient représenter les restes mélangés de deux ou plusieurs espèces d'un même genre.

Lorsque l'anatomie des espèces dont les restes sont mélangés est bien connue et bien différente (par exemple pour un mélange d'Anes et de Chevaux), l'attribution spécifique correcte des os isolés peut être assez facile. En revanche, certaines espèces fossiles sont encore mal connues ; leur anatomie a d'autant moins de chances de différer qu'il s'agit d'espèces plus anciennes, proches de l'ancêtre commun du genre, et qui ne sont pas encore diversifiées.

Dans ces conditions et lorsqu'une espèce pourrait être plus grande que l'autre, il devient nécessaire de raisonner sur des notions de corrélations entre les dimensions des différents os d'un même individu et d'une même espèce. On admet intuitivement que ces corrélations doivent exister mais on ne sait pas encore bien dans quelles limites et, plus précisément, entre quelles dimensions de quels os.

Corrélation entre longueurs crâniennes, longueurs et largeurs distales des métapodes

L'un d'entre nous (Eisenmann, *sous presse*) a été confronté à un problème d'association entre crânes et métapodes fossiles. De façon schématique, on peut supposer qu'un grand crâne doit être porté par des membres robustes mais pas forcément très longs. Il devrait

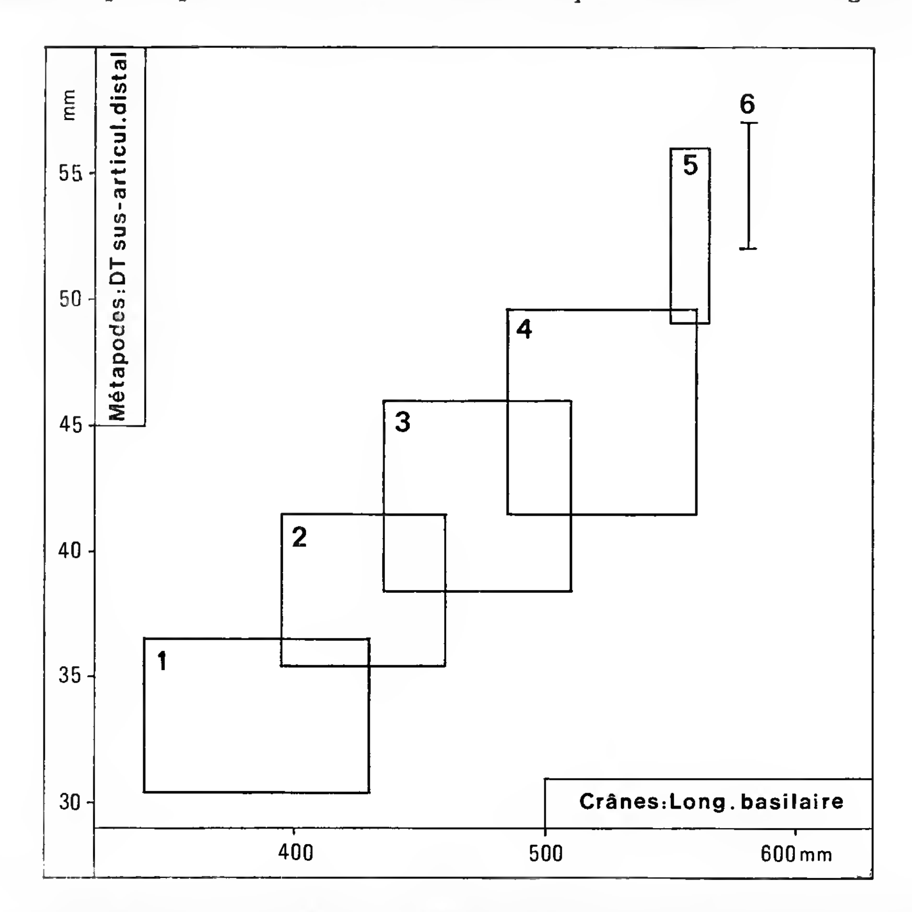


Fig. 11. — Intervalles de variation des longueurs basilaires crâniennes et des DT sus-articulaires distaux des MC III et MT III observés chez 1 : *E. asinus* (10 métapodes, 20 crânes) ; 2 : *E. hemionus* (43 métapodes, 43 crânes) ; 3 : *E. zebra* (40 métapodes, 46 crânes) ; 4 : *E. grevyi* (43 métapodes, 51 crânes) ; 5 : *E. stenonis vireti* (117 métapodes, 4 crânes) ; 6 : *E. sanmeniensis* (9 métapodes, 1 crâne).

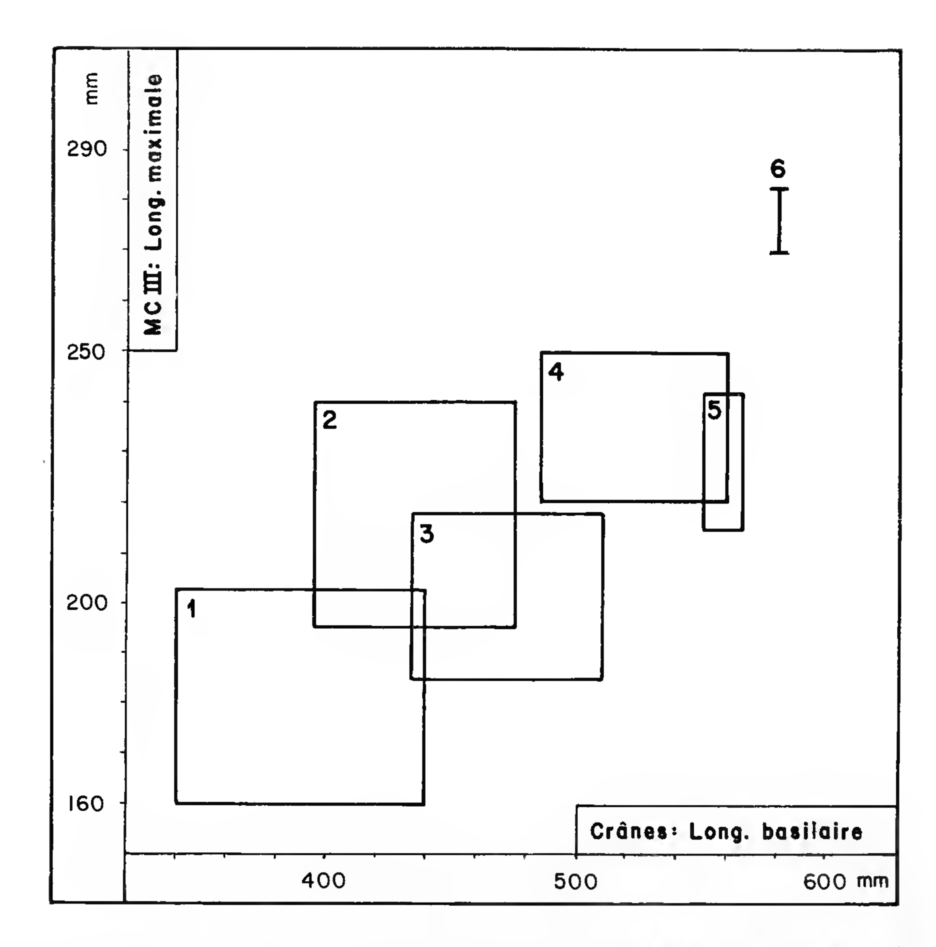


Fig. 12. — Intervalles de variations des longueurs basilaires crâniennes et des longueurs maximales métacarpiennes observées chez 1 : *E. asinus* (11 MC III, 28 crânes) ; 2 : *E. hemionus* (36 MC III, 52 crânes) ; 3 : *E. zebra* (25 MC III, 52 crânes) ; 4 : *E. grevyi* (27 MC III, 57 crânes) ; 5 : *E. stenonis vireti* (38 MC III, 4 crânes) ; 6 : *E. sanmeniensis* (4 MC III, 1 crâne).

donc y avoir une meilleure corrélation entre la longueur basilaire L 1 d'un crâne et les diamètres distaux des métapodes (MC 10 et MT 10) qu'entre la même longueur basilaire et la longueur d'un métapode (MC 1 par exemple). Cette supposition semble concorder avec les données biométriques présentées dans les figures 11-12. Si l'on en juge par les intervalles de variation, la corrélation paraît bonne entre L 1 et MC 10 et MT 10 de quatre espèces actuelles et deux espèces fossiles de tailles différentes (fig. 11) ; elle est moins nette lorsque L 1 est comparé à MC 1 chez les mêmes espèces (fig. 12). Par conséquent, étant donné la longueur d'un crâne, on peut mieux prédire la largeur distale des métapodes du même individu que leurs longueurs et réciproquement.

En raisonnant par analogie avec les formes actuelles représentées sur les figures 11

Tableau IV. — Troisième métacarpien et crâne : matrice de corrélations.

	MC 1	MC 2	MC 3	MC 4	MC 5	MC 6	MC 7	MC 8	MC 10	MC 11	MC 12	MC 13	MC 14	L 8	T 13	L 1
MC 1	1.00															
MC 2	1.00	1.00														
MC 3	.39	.34	1.00													
MC 4	.56	.54	.79	1.00												
MC 5	.58	.55	.82	.83	1.00											
MC 6	.63	.60	.78	.81	.84	1.00										
MC 7	.55	.52	.75	.80	.91	.81	1.00									
MC 8	.37	.34	.63	.59	.71	.65	.60	1.00								
MC 10	.49	.45	.86	.80	.84	.77	.73	.67	1.00							
MC 11	.52	.48	.88	.80	.85	.81	.77	.68	.91	1.00						
MC 12	.61	.56	.84	.80	.83	.80	.75	.61	.83	.89	1.00					
MC 13	.68	.65	.78	.80	.85	.80	.78	.60	.79	.85	.92	1.00				
MC 14	.71	.69	.75	.77	.84	.81	.78	.59	.77	.84	.88	.94	1.00			
L 8	.54	.52	.43	.41	.53	.47	.47	.42	.37	.44	.54	.53	.52	1.00		
T 13	.58	.57	.45	.40	.54	.45	.49	.37	.41	.46	.53	.57	.58	.60	1.00	
L 1	.67	.65	.72	.76	.86	.75	.80	.60	.70	.74	.78	.81	.78	.70	.65	1.00
	MC 1	MC 2	MC 3	MC 4	MC 5	MC 6	MC 7	MC 8	MC 10	MC 11	MC 12	MC 13	MC 14	L 8	T 13	L 1

MC : mesures métacarpiennes ; L et T : mesures crâniennes.

Tableau V. — Troisième métatarsien et crâne : matrice de corrélations.

	MT 1	MT 2	MT 3	MT 4	MT 5	MT 6	MT 7	MT 8	MT 10	MT 11	MT 12	MT 13	MT 14	L 8	T 13	L 1
MT 1	1.00															
MT 2	.99	1.00														
MT 3	.22	.19	1.00													
MT 4	.49	.46	.83	1.00												
MT 5	.30	.26	.84	.79	1.00											
MT 6	.48	.45	.76	.85	.79	1.00										
MT 7	.40	.37	.81	.82	.89	.62	1.00									
MT 8	.19	.16	.48	.40	.57	.44	.47	1.00								
MT 10	.35	.31	.83	.83	.86	.81	.86	.54	1.00							
MT 11	.36	.32	.88	.83	.90	.79	.86	.50	.92	1.00						
MT 12	.49	.46	.82	.86	.85	.84	.87	.46	.87	.90	1.00					
MT 13	.56	.55	.76	.80	.75	.81	.80	.37	.76	.82	.92	1.00				
MT 14	.61	.59	.76	.83	.77	.85	.81	.41	.79	.82	.90	.93	1.00			
L 8	.60	.57	.38	.49	.38	.50	.44	.24	.41	.41	.49	.46	.55	1.00		
T 13	.64	.61	.32	.46	.35	.49	.40	.29	.41	.40	.46	.53	.60	.60	1.00	
L 1	.62	.59	.69	.82	.73	.84	.77	.42	.75	.72	.81	.78	.82	.70	.65	1.00
	MT 1	MT 2	MT 3	MT 4	MT 5	MT 6	MT 7	MT 8	MT 10	MT 11	MT 12	MT 13	MT 14	L 8	T 13	L 1

MT : mesures métatarsiennes ; L et T : mesures crâniennes.

et 12, *E. shoshonensis* dont les diamètres métapodiaux distaux varient de 43 à 52 mm sur 94 spécimens (tabl. I) devait avoir un crâne dont la longueur basilaire variait entre 500 et 580 mm environ. La variation constatée sur 23 exemplaires est un peu plus petite (495 à 550 mm) mais confirme la bonne corrélation entre les 2 variables. En revanche, la prédiction de la longueur basilaire d'*E. shoshonensis* à partir de la longueur des MC III serait moins précise puisqu'un intervalle de variation de 229 à 255,5 mm pour la longueur du troisième métacarpien (tabl. I) serait probablement compatible avec des longueurs basilaires allant de 460 à 590 mm selon que l'espèce aurait des proportions « hémionieunes » ou « zébrines » (extrapolation à partir des rectangles 2 et 3 de la figure 12).

Si l'on se reporte aux matrices de corrélations calculées par Karchoud pour les MC III (tabl. IV), on constate toutefois que la corrélation est à peine meilleure entre L 1 et MC 10 (0,70) qu'entre L 1 et MC 1 (0,67). Nous n'avons pas d'explication à fournir pour cette différence de résultats.

Tentatives d'interprétation des matrices de corrélations

Rappelons que les corrélations ont été recherchées entre trois variables crâniennes : la longueur basilaire (L 1), la largeur frontale (T 13) et la longueur de la série dentaire jugale (L 8) et, d'une part, toutes les dimensions des MC III (tabl. IV), d'autre part toutes les dimensions des MT III (tabl. V) de 138 *Equus* actuels.

Tous les coefficients sont supérieurs à 0,34 dans le tableau IV et à 0,16 dans le tableau V. Si on décide de ne considérer comme « bons » que les coefficients égaux ou supérieurs à 0,70, on peut noter les faits suivants.

1. Métapodes

Certaines mesures sont très fortement corrélées (plus de 0,90). Il s'agit en général de mesures redondantes (longueurs 1 et 2) ou très proches : largeurs proximales 5 et 7 ; largeurs distales 10 et 11 ; diamètres antéropostérieurs distaux 12, 13 et 14. Ces corrélations étaient prévisibles et ne sont donc pas très intéressantes. Il est plus instructif de trouver d'excellents coefficients entre une largeur proximale (MT 5) et une largeur distale (MT 11) et, au niveau des extrémités distales, entre une largeur (11) et un diamètre antéropostérieur (12).

Les corrélations sont relativement « mauvaises », inférieures à 0,70, dans les colonnes des longueurs 1 et 2 sauf entre MC 1 et MC 14, et dans les colonnes des petites facettes articulaires (MC 8 et MT 8) sauf entre MC 8 et MC 5.

Tous les autres coefficients de corrélations sont « bons », compris entre 0,70 et 0,90.

2. Crânes et métapodes

Toujours en suivant les mêmes critères, la largeur frontale T 13 est peu corrélée avec toutes les variables, même crâniennes (L 1 et L 8).

La longueur de la série dentaire (L 8) n'est bien corrélée qu'avec la longueur basilaire (L 1).

La longueur basilaire (L 1) est peu corrélée avec les longueurs des métapodes (1 et 2) et avec les dimensions des petites facettes articulaires (8). Les corrélations sont bonnes avec

presque toutes les autres variables métapodiales. Pour les MT III, les meilleures se trouvent avec les DAP diaphysaires, proximaux et distaux (MT 4, MT 6, MT 14 et par conséquent aussi MT 12 et MT 13). Pour les MC III, les meilleures corrélations sont avec les DT proximaux (MC 5 et par conséquent MC 7) et les DAP distaux.

CONCLUSIONS

La discrimination d'un certain nombre d'espèces actuelles et fossiles est possible à partir de la description biométrique des métapodes, surtout antérieurs (MC III). Les interprétations des plans factoriels des analyses multidimensionnelles et celles des diagrammes des rapports se confirment et se complètent mutuellement. Les dimensions crâniennes sont peu corrélées aux longueurs, bien corrélées aux diamètres transverses et antéropostérieurs des métapodes.

La plupart des espèces fossiles se distinguent des actuelles par des diamètres diaphysaires relativement plus forts que les diamètres proximaux et distaux, tant sur les MC III que sur les MT III. Les MT III fossiles présentent en outre des facettes articulaires pour le cuboïde en général moins développées que les actuels. Cette dernière observation s'explique bien par la réduction du rôle fonctionnel du métatarsien latéral MT IV au cours du parachèvement de la monodactylie : l'articulation avec le cuboïde, jadis répartie entre MT IV et MT III, tend à se reporter au maximum sur le MT III.

En ce qui concerne les tentatives d'interprétations phylogénétiques à partir des métapodes, nous renvoyons à un travail précédent (Eisenmann, 1979*c* : 879). Il est toutefois intéressant de noter un point nouveau : les crânes et les dents d'*E. shoshonensis* de l'Hemphillian des États Unis et d'*E. stenonis vireti* du Villafranchien de France indiquent une relation phylogénique probable alors que les métapodes sont très différents, bien plus que les dents ou les crânes. Ceci amène à supposer que la morphologie des MC III et MT III reflète certaines adaptations fonctionnelles. En raisonnant par analogie avec la situation présente, il apparaît qu'*E. tabeti* était adapté à des paysages désertiques comme les Hémioniens actuels. *E. shoshonensis* et *E. conversidens leoni*, malgré les écarts qui les séparent dans le temps (Hemphillian et Holocène) et dans l'espace (Idaho, Mexique), auraient vécu dans des biotopes assez semblables puisque leurs métapodes ont quasiment la même morphologie. Une étude comparée des autres segments squelettiques des membres et de leurs proportions éclairera mieux cette question. Il sera en outre nécessaire de rechercher des précisions sur les divers environnements des Équidés actuels afin d'analyser les relations morphofonctionnelles postulées.

Remerciements

Nos remerciements vont d'abord à tous les conservateurs et techniciens des collections ostéologiques actuelles et fossiles qui ont accueilli et aidé l'un d'entre nous (V. E.) au cours de sa récolte de données biométriques. Pour le nouveau matériel étudié aux USA, V. E. remercie particulièrement S. Anderson, M. Skinner et R. Tedford, de l'AMNH, New York ; J. H. Ostrom,

M. Schwartz et M. A. Turner, du Peabody Museum, New Haven ; R. Emry, R. Purdy et C. Ray, de la Smithsonian Institution, Washington ; W. Akersten, J. Baker, G. Jefferson et E. Tenenbaum, du G. C. Page Museum, et L. Barnes, T. Downs, du Natural History Museum, Los Angeles ; D. E. Savage et B. Waters, du Paleontological Museum, Berkeley. Les frais de la mission aux USA ont été partagés par le LA 12 et la RCP 292 du CNRS et par la Louis Leakey Foundation ; V. E. tient à remercier Y. Coppens, C. Howell, D. Johanson et M. Pechanec pour leur aide dans la réalisation de cette mission.

La conduite des analyses multidimensionnelles a bénéficié de la direction du Pr. J. P. Benzecri (de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris), des facilités offertes par l'École Centrale des Arts et Manufactures et des conseils précieux de F. M. Clément, Professeur du Laboratoire de Mathématiques Appliquées aux Systèmes de cette école. A. K. souhaite remercier en outre A. Alt pour l'aide qu'elle lui a toujours apportée.

Les diagrammes et figures sont l'œuvre de S. Laroche et F. Pilard ; les tableaux de chiffres ont été dactylographiés par S. Guignès et E. Molin. L'ensemble du manuscrit a été revu par MM. Benzecri et Heintz.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Arambourg, C., 1970. — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Archs Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **10** (7) : 1-128, 67 fig., 24 pl., 57 tabl.

Azzaroli, A., 1979. — On a Late Pleistocene Ass from Tuscany : with notes on the history of Asses. *Palaeont. italica*, Pisa, **71** (41) : 27-47, 8 fig., 9 pl.

Bar-Yosef, O., & E. Tchernov, 1972. — On the palaeo-ecological history of the site of Ubeidiya. *Publs Israël Acad. Sci. Human*, Jerusalem : 4-35, 9 fig., 5 pl., 4 tabl.

Bennett, D. K., 1980. — Stripes do not a Zebra make. Part I : A cladistic analysis of *Equus*. *Syst. Zool.*, New Haven, **29** (3) : 272-287, 6 fig., 1 tabl.

Benzecri, J.-P., *et al.*, 1973. — L'analyse des données. Dunod édit., Paris. 2 vol. Vol. 1 : la taxinomie, viii + 615 p. ; vol. 2 : l'analyse des correspondances, viii + 619 p., fig., tabl.

Brüning, H., 1974. — Das Quartär-Profil im Dyckerhoff-Steinbruch, Wiesbaden-Hessen. *Rhein-Main. Forsch.*, Frankfurt/Main, **78** : 57-81, 3 fig.

Churcher, C. S., & M. L. Richardson, 1978. — Equidae. *In* : V. J. Maglio & H. B. S. Cooke eds, Evolution of African Mammals. Harvard Univ. Press, Cambridge : 379-422, 8 fig., 2 tabl.

Devin, T. A., 1968. — Variation in the Pleistocene Equid, *Equus conversidens leoni*. Calif. State College Thesis, Fac. Dept Zool., Los Angeles : 1-50, 16 fig., 6 tabl.

Eisenmann, V., 1979*a*. — Caractères évolutifs et phylogénie du genre *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **288** : 497-500, 3 fig.

— 1979*b*. — Étude des cornets des dents incisives inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. *Palaeont. italica*, Pisa, **71** (n.s. 41) : 55-75, 3 fig., 2 pl., 3 tabl.

— 1979*c*. — Les métapodes d'*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla). *Géobios*, Lyon, **12** (6) : 863-886, 19 fig., 11 tabl.

— 1980. — Les Chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. *Cah. Pal.*, CNRS ed., Paris : 1-186, 67 fig., 22 pl., 72 tabl.

— 1981. — Étude des dents jugales inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **10** (3-4) : 127-226, 19 fig., 4 pl., 32 tabl.

— *Sous presse*. — Family Equidae. *In* : J. M. Harris ed., Koobi Fora Research Project. Vol. 2, Plio-Pleistocene Ungulates from east of Lake Turkana. Part 1 : Proboscidea, Perissodactyla and Suidae. Clarendon Press, Oxford.

EISENMANN, V., & J.-C. TURLOT, 1978. — Sur la taxinomie du genre *Equus* : description et discrimination des espèces actuelles d'après les données craniométriques. *Cah. Analyse des Données, Paris*, **3** (2) : 179-201, 12 fig., 6 tabl.

GAZIN, C. L., 1936. — A study of the fossil horse remains from the upper Pliocene of Idaho. *Proc. U.S. natn. Mus.*, Washington, **83** (2985) : 281-320, fig. 21-24, pl. 23-33, 5 tabl.

GIDLEY, J. W., 1930. — A new Pliocene horse from Idaho. *J. Mamm.*, Ann Arbor, **11** (3) : 300-303, pl. 18.

HAY, R. L., 1976. — Geology of the Olduvai Gorge. A study of sedimentation in a semi-arid basin. Univ. Calif. Press, Berkeley, Los Angeles, London : 1-197, 63 fig., 12 pl., 32 tabl.

HEINTZ, E., 1969. — Signification stratigraphique du genre *Gazella* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) dans les formations villafranchiennes de France. *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, Paris, **4** : 127-128, 1 tabl.

JAEGER, J. J., 1975. — Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pliocène et du Pléistocène du Maghreb. Origine, évolution, données biogéographiques et paléoclimatiques. Thèse Doctorat ès Sci., Univ. Sci. et Techn. Languedoc, Montpellier : 1-124, 19 fig., 4 pl., 61 tabl.

KARCHOUD, A., 1980. — Sur la discrimination des Équidés par l'analyse factorielle et la classification automatique. Thèse Docteur Ingénieur, Univ. P. et M. Curie (Paris VI) : 1-130, 60 fig., tabl.

MERRIAM, J.-C., 1913. — Preliminary report on the horses of Rancho La Brea. *Univ. Calif. Publ. Bull.*, Dept. Geol. Sci., Los Angeles, **7** (21) : 397-418, 14 fig.

NEVILLE, C., N. D. OPDYKE, E. H. LINDSAY & N. M. JOHNSON, 1979. — Magnetic stratigraphy of Pliocene deposits of the Glenns Ferry Formation, Idaho, and its implications for North American Mammalian biostratigraphy. *Am. J. Sci.*, **279** (5) : 503-526, 10 fig.

POMEL, A., 1897. — Homme, singe, carnassiers, équidés, suilliens, ovidés. Les Équidés. *Carte géol. Algérie*, Pal. Mon. : 1-44, 12 pl.

PRAT, F., 1964. — Contribution à la classification des Équidés villafranchiens. *P.-v. Soc. linn. Bordeaux*, **101** : 14-32, 2 pl., 3 tabl.

REICHENAU, W. VON, 1915. — Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus deutschen Pleistozän, insbesondere über die Entwicklung und die Abkaustadien des Gebisses vom Hochterrassenpferd (*Equus mosbachensis* v. R.). *Abh. Grossherz.-hess. Geol. Landesanst.*, Darmstadt, **7** (1) : 1-155, 164 fig., 14 pl.

SKINNER, M. F., C. W. HIBBARD *et al.*, 1972. — Early Pleistocene pre-glacial and glacial rocks and faunas of North Central Nebraska. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **148** (1) : 1-148, 60 fig., 21 tabl.

STOCK, C., 1950. — 25,000 year old Horse. The skeleton of an ice age horse makes a return trip to Mexico. *Engng Sci.* : 1-2, 5 fig.

— 1972. — Rancho La Brea. A record of Pleistocene life in California. *Los Angeles Co. Mus.*, Sci. ser. 20, Pal. (11) : 1-83, 33 fig.

TCHERNOV, E., 1981. — The biostratigraphy of the Middle East. Colloque Intern. CNRS n° 598 : « Préhistoire du Levant » ; Maison de l'Orient, Lyon, juin 1980, CNRS Éd. : 67-97, 15 fig., 6 tabl.

VIRET, J., 1954. — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, **4** : 1-200, 43 fig., 33 pl.

WILLOUGHBY, D. P., 1948. — A statistical study of the metapodials of *Equus occidentalis* Leidy. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, **47** (3) : 84-94, pl. 17-20, 2 tabl.

— 1974. — The empire of *Equus*. Barnes ed., New York : 1-475, 251 fig., 31 tabl.

Achevé d'imprimer le 30 septembre 1982.

Le 4e trimestre de l'année 1981 a été diffusé le 21 juillet 1982.

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'Imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43. — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig. 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments aragonitique et leur genèse. 1982, 314 p., fig. pl.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.